Ökologisch-Faunistische Studien im Rhône-Delta, unter besonderer Berücksichtigung der Mollusken

Von

HERBERT ENGEL, München

Mit 6 Abbildungen

Inhaltsverzeichnis:

Einleitung

Im Juni 1952 unternahm die Ornithologische Gesellschaft in Bayern eine Großexkursion nach Südfrankreich, ins Delta der Rhône.

Aus der flüchtigen Bekanntschaft mit der Camargue entstand bei mir der Wunsch, meine Eindrücke zu vertiefen und dort insbesondere ökologische Studien betreiben zu können, für welche jene Landschaft ein ungewöhnlich interessantes Feld zu sein schien. Bereits im Frühjahr darauf ließ sich der Plan eines sechswöchigen Aufenthaltes, von Ende April bis Anfang Juni, verwirklichen, und zwar mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgesellschaft, der in erster Linie mein Dank gilt.

Für Hilfe, Ratschläge und Anregungen mannigfacher Art bei der Abfassung der Arbeit möchte ich fernerhin meinen herzlichen Dank ausdrücken den Herren: Observator A. Baumgartner, Meteorolog. Institut, München; Dr. G. Diesselhorst, Zoolog. Sammlung d. Bayer. Staates, München; Dr. L. Forcat, Naturhistorisches Museum Basel; Prof. Dr. R. Geiger, Meteorolog. Institut, München; Dr. L. Hoffmann, La Tour du Valat; Prof. Dr. E. Hofmann, Institut f. Agrikulturchemie, München-Weihenstephan; Prof. Dr. S. Löweneck, Zoolog. Sammlung d. Bayer. Staates, München; H. Lomont, Salin de Badon; Prof. Dr. F. Markgraf, Botan. Institut, München; M. Müller, La Tour du Valat; Dir. G. Tallon, Société Nationale d'Acclimatation de France, Arles; Dr. F. Zorell, Hydrograph. Institut Ostersee (Oberbayern).

Eine Arbeit wie die vorliegende läßt wenig Raum für Schilderung von Naturschönheit. Auf den ersten Blick könnte die Camargue mit ihren Lagunen und Salzsteppen eintönig erscheinen. Auf den aber, der sie näher kennenlernt, wirkt sie so großartig wie die Wüste und das Meer. Im steten Wechsel der Stimmungen nach Wetter und Tagesstunde zeigt die Camargue erst ihr wirkliches Gesicht. Heute ist sie ein bevorzugtes Reiseziel von Naturfreunden und Biologen, nicht zuletzt aus Deutschland, geworden.

Die zahlenmäßig und an Seltenheiten ungemein reiche Ornis übt die Hauptanziehung auf Besucher aus aller Welt aus. Es bieten sich hier aber überhaupt noch Aspekte ursprünglicher Natur, wie sie sonst in ganz Westeuropa kaum mehr zu finden sind. Man glaubt sich geradezu nach Afrika versetzt. Da glänzen die unendlichen Wasserflächen der Salzlagunen, und dazwischen dehnt sich das trockene Land der Steppen, deren Boden wie Nilschlamm in Polygonen aufgerissen ist. In weiter Ferne, in der hitzeflimmernden Luft überm Meer, spiegelt die Fata Morgana Dünenzüge und Bäume wider. Über allem aber wölbt sich der tiefblaue südliche Himmel, in dem die scharlachroten Schwingen der „Feuervögel", der Flamingo-Scharen, und so vieler anderer gefiederter Geschöpfe schlagen.

Es ist eine einzigartige Landschaft, die da fremdartig und herb mitten in der blühenden Provence eingebettet liegt.

Wer sich mit den Erscheinungen des Lebens beschäftigt, wird bald merken, welche besonderen Probleme sich für ihn auftun. Allgemein biologisch-ökologische sowie faunistische und floristische Forschungen finden hier ein fast unerschöpfliches Feld. Die vorliegende Arbeit möchte dazu einige Bausteine beitragen.

Leider ist auch dieses Land zwischen den Rhône-Armen von der „Kultur" bedroht. Es wenigstens in seinen Kernstücken als einen europäischen Nationalpark unverfälschter und unwiederbringlicher Natur zu erhalten, sollte daher, so bald und so nachdrücklich wie möglich, ein Anliegen der internationalen Naturschutzbewegung sein.

Geographisches

Das Delta der Rhône, die Camargue, ist durch ein inselartiges, flaches Schwemmland gebildet. Die Spitze des Deltas liegt knapp nördlich von Arles, wo sich der Strom in seine beiden Mündungsarme, die östliche Große, bei weitem das meiste Wasser führende, und die westliche Kleine Rhône gabelt. Der Lauf dieser beiden Arme bis zum Meer ist die heutige Begrenzung der Camargue im engeren Sinne.

Die natürlichen Grenzen der geologischen Delta-Formation sind jedoch erheblich weiter zu ziehen. Sie wären etwa zu fixieren durch die Verbindungslinien der Orte: Port-de-Bouc — Beaucaire — Montpellier — Frontignan (bei Sète). Das sind die ungefähren Umrisse des tertiären Meeresgolfes, der allmählich durch die quartären Anschwemmungen der Rhône, und teilweise auch der Durance, ausgefüllt wurde. Bei dieser weiteren Fassung sind also sowohl die Kiesel-Ebene La Crau, östlich der Großen Rhône, als auch die Lagunen-Landschaften westlich der Kleinen Rhône mit einbegriffen. Die sog. Kleine Camargue bildet einen Teil der letzteren Region.

Die Mündungsinsel der Camargue im engeren Sinne, eingefaßt von den jetzigen Mündungsarmen, enthält die rezentesten Alluvionen derselben und stellt eine sehr homogene Facies dar. Die Insel wächst noch jetzt ins Meer hinaus: der alte Leuchtturm St. Louis, um 1600 an der Mündung der

Großen Rhône errichtet, steht heute kilometerweit von der Küste entfernt. Man hat berechnet, daß jährlich 21 Millionen cbm Sinkstoffe ins Meer getragen werden, das Delta dadurch mindestens um 57 m vorrückt und um ca. 20 ha an Fläche zunimmt (Gastine, 1898).

Die Mündungsinsel umfaßt ein Areal von 76 000 ha. 16 000 ha davon, hauptsächlich im Norden und längs der beiden Stromarme, sind kultiviertes Marschland (Reis, Mais, Wein); 20 000 ha entfallen auf die Lagunenseen und rund 40 000 ha auf Steppen und Sümpfe. Das Schwemmland, ein tischplattes Gelände, weist nur ganz geringfügige Höhenunterschiede auf. Von der Spitze des Triangels bei Arles (3 m) dacht die Ebene unmerklich bis zum Meer ab und liegt am Grund der Lagunen bis zu 2 m tiefer als der Meeresspiegel. Nur die Dünen ragen höher empor, aber auch sie übersteigen kaum 8 m. Solche mehr oder minder ausgeprägte, die einstmaligen Strandlinien markierende fossile Dünenketten gibt es bis zur Delta-Spitze. Eine solche Reihe trennt in der Form einer Inselkette die größte einheitliche Wasserfläche des Deltas, den Etang de Vaccarès (ca. 6480 ha) von den südlichen Lagunen der Küstenzone. Am Meeresstrand selbst liegen die höchsten Wanderdünen an dem von Süden nach Nordwesten ausschwingenden Küstenbogen von Beauduc. Sie werden als äolische Bildungen durch die in der Camargue vorherrschenden Winde aus nordwestlicher Richtung, welche allein hier der Küste parallel gehen, aufgeschüttet.

Nördlich vom Vaccarès beginnt die lagunenfreie Haute Camargue; die Region der Salzseen ist die Basse Camargue.

Die Mündungsinsel hat anscheinend noch seit der griechisch-römischen Zeit ihr Niveau verändert. Es gibt zahlreiche archäologische Spuren landwirtschaftlicher Nutzung und Besiedelung von heutzutage unter Wasser liegenden Böden. Mithin scheint eine nachträgliche Senkung der rezenten Alluvionen eingetreten zu sein.

Im Folgenden soll gezeigt werden, daß die Camargue eine besonders scharf umrissene, insulär abgegrenzte Lebensstätte darstellt, die — gemessen an den in der sie umgebenden Provence herrschenden Verhältnissen — eine absolute Sonderstellung einnimmt.

Die geomorphologische und geophysikalische Charakterisierung eines solchen in sich abgeschlossenen Lebensraumes hat sich in erster Linie mit denjenigen Gegebenheiten zu befassen, die in biotischer Richtung wirksam werden können. Vor allem sind dabei zu berücksichtigen: die Beschaffenheit des Bodens und der Gewässer sowie die klimatischen Verhältnisse. Diese Faktoren, welche gerade hier als ganz besonders starke Umwelteinflüsse zusammenwirken, überschneiden sich in dieser Wirksamkeit vielfach und sind voneinander abhängig. Dementsprechend sollen sie auch im Zusammenhang behandelt werden.

Der Boden

Der Boden in der Camargue besteht aus sehr feinen Erden ohne die geringste Kieselbeimischung. Ihre Zusammensetzung ist sehr einförmig.

Nach den in der Literatur sich findenden allgemeinen Angaben handelt es sich teils um Silikat-Sande (Gehalt an Kieselsäure-Verbindungen: 70—80%; an Kalk: 15—27%). Die Küsten-Sande sind beinahe frei von jedem Ton; die Fluß-Sande enthalten dagegen etwas Ton.

Die Kies-Anhäufungen, welche in der benachbarten Steinwüste La Crau, einer pliozänen Delta-Bildung, offen zutage liegen, finden sich in der Camargue erst in einer Tiefe von ca. 32 Metern.

Der andere Boden-Typ ist ein sehr kompakter, toniger Mergel mit durchschnittlich 25—40% Kalk und 50—60% Silicium, resp. Silikaten; diese graue Erde ist vorherrschend.

Eine Probe typischer grauer Erde wurde Ende Mai von den Salzsteppen der Basse Camargue in Küstennähe aus den obersten Bodenschichten entnommen. Ihre Analyse ergab:

Werte bezogen auf lufttrockenen Boden mit 12,66% H_2O

p H in Wasser:	8,1
p H in KCl:	7,75
Carbonate:	25,4% (als Ca-Carbonat)
K_2O (laktatlöslich):	197,7 mg pro 100 g Boden
P_2O_5 (laktatlöslich):	1,9 mg pro 100 g Boden
wasserlösliche Salze:	3,21%

(davon rund 64% Chloride [als Natriumchlorid berechnet]; Rest enthält noch Sulfate [rund 28% als Natriumsulfat berechnet] und andere Salze. Teil davon muß infolge des hohen Carbonat-Gehaltes als Bicarbonat vorliegen.)

Gesamte organische Substanz: 3,08%

Werte der Schlämmanalyse, bezogen auf Boden, bei 105° getrocknet (organische Substanz nicht berücksichtigt):

Grobsand:		3,0%	
Feinsand:		23,7%	
Schluff:	Abschlämmbares	54,2%	73,3%
Ton:	Abschlämmbares	19,1%	73,3%

Es handelt sich um einen ausgesprochenen Tonboden.

Zur Charakterisierung der biolog. Verhältnisse:

Biolog. Aktivität (Saccharase) nach E. Hofmann: 4.1

Dieser Wert deutet auf schlechten biotischen Zustand hin.

Bei dieser Enzym-Methode (Hofmann, 1953; Seegerer, 1953) wird im Prinzip das im Boden enthaltene und erhaltene Ferment Saccharase mikrobieller Herkunft (Bodenbakterien; Schimmelpilze) benutzt. Aus der Höhe der Rohrzucker-Spaltung können Rückschlüsse auf die Enzym-Konzentration und damit auf Menge und Aktivität der Mikroorganismen im Boden gezogen werden. Daraus ergibt sich ein Maßstab für seine Fruchtbarkeit. Die Verarmung des Bodens der Camargue an Kleinlebewesen steht im Einklang mit der Verarmung eines großen Teils der Pflanzen- u. Tierwelt überhaupt.

Die Gewässer

Ein großer Teil der Gesamtfläche der Camargue wird — wie gesagt — von ständig oder zeitweilig vorhandenen Gewässern eingenommen. Diese Wasserflächen in ebener Steppe sind entweder Salzlagunen oder Brack- oder Süßwasser enthaltende Sümpfe.

Die Hauptlagune, der Etang de Vaccarès, füllt die flache, zentrale Depression des Deltas aus. Der Vaccarès kommuniziert seinerseits durch Engpässe zwischen den zahlreichen Inselgruppen mit den Strandseen im Süden. Diese selbst waren oder sind alle untereinander und auch mit dem Meer, soweit die künstliche Eindeichung das heute noch zuläßt, ständig oder zeitweise, direkt oder indirekt in Verbindung, so daß ein kompliziertes, labyrinthartiges Lagunen-System entstanden ist.

So weit aber die Wasserflächen dieses Systems sich ausdehnen, so gering ist ihre Tiefe, die im Durchschnitt 0,50 — 1 m, kaum irgendwo mehr als 1,85 m (im Sommer) beträgt und für viele Stellen des Vaccarès sogar nur mit 0,20 — 0,40 m angegeben wird.

Die weniger salzigen oder gänzlich Süßwasser enthaltenden Schilfsümpfe, hauptsächlich im Norden und gegen die Rhônearme zu gelegen, sind meist nichts anderes als die Reste der eingetieften Flußbetten früherer Verzweigungen und Altwässer der Rhône. Solche Stromarme gab es noch in historischer Zeit; sie haben oft ihren Lauf geändert, bevor ihre Zahl auf die zwei heute noch bestehenden reduziert worden ist. Sie waren teils zusätzliche primäre Mündungen, teils sekundäre Kommunikationen zwischen solchen.

Auch das Netz von Kanälen und Gräben, welches von den Rhônearmen her bis zu den Lagunen das Mündungsdelta überzieht, läßt sich teilweise auf alte Flußverzweigungen zurückführen. Zum anderen Teil sind es durch Menschenhand, oft schon vor Jahrhunderten geschaffene Bewässerungs- u. Entwässerungsvorrichtungen.

Das Salz

Als ein mächtiger Faktor herrscht in den Gewässern wie im Boden der Camargue das Salz des Meeres. Es hat verschiedene Ursprünge:

Die tonigen Alluvionen, welche den einstigen Meeresgolf zuschütteten, haben große Mengen absorbiert.

Oberirdische Einbrüche und unterirdische Unterspülungen des Meeres lagerten durch Infiltration ähnliche Mengen ab.

Die tieferen Bodenschichten sind durch Imbibition völlig mit Salz imprägniert. Die Oberfläche zeigt einen sehr verschiedenen Salz-Gehalt; die südliche, ans Meer grenzende Basse Camargue einen viel stärkeren als der nördliche Teil des Deltas.

Das Verschwinden aller Stromarme bis auf die beiden an der Peripherie der Mündungsinsel, und damit das Verschwinden rasch fließenden Süßwassers in der Camargue selbst, hatte eine fortschreitende Versalzung zur Folge. Das Niveau des Terrains und die Konsistenz der Böden spielen dabei eine erhebliche Rolle. Höher gelegene und sandige Böden werden durch das Regenwasser viel schneller ausgewaschen und entsalzen.

Die künstliche Eindeichung der Camargue gegen die Rhônearme und die südlichsten Strandlagunen hatte — wie derartige gewaltsame Eingriffe nur zu oft — zum „Krankwerden" natürlicher Landschaft beigetragen. Denn es ist in der Folge nicht gelungen, die periodischen Salz- u. Süßwasser-Einbrüche vom Meer und Strom her durch künstlische Bewässerung regulierend zu ersetzen. Letztlich resultiert die übergroße Versalzung des Deltas auch mit von diesen verfehlten Maßnahmen her (vgl. Hoffmann, 1953).

Biotisch betrachtet ist sowohl der herrschenden Rolle des Meersalzes in den Lebensräumen der Camargue, als auch besonders den außerordentlichen temporären Fluktuationen in seiner Konzentration die größte Bedeutung zuzumessen: Schwankungen, die ebenso die Gewässer wie den Boden betreffen und hauptsächlich — wie bei der Besprechung von Wind und Wetter noch gezeigt werden soll — durch klimatische Faktoren bedingt sind. Der Wechsel im Salzgehalt und die Feuchtigkeitsabstufungen bewirken trotz der Uniformität der Böden das verschiedenartige biotische Milieu.

Es ist im übrigen, gerade wegen dieser ständigen Schwankungen, schwierig, für den Grad der Salzkonzentration in den Böden und Gewässern der Camargue einigermaßen verläßliche und exakte Werte zu nennen.

Tallon gibt an, daß der Boden bis zu 10% Salz enthalten könne. Nach Braun-Blanquet (1951) sowie Lagatu & Sicard (1911) kommen während der Sommertrockenheit in den Salzböden der Mittelmeerküste Konzentrationen von 10—20% vor. Die jahreszeitlichen Fluktuationen sind schon in einer Tiefe von mehr als 50 cm geringfügig; im Grundwasser aus 1—3 m Tiefe schwanken sie von 7,4—8,25%. Dieses Grundwasser ist das eigentliche Reservoir für die Versalzung der obersten Bodenschichten, da es an diese ständig Na Cl in Lösung abgibt. Die Verdunstung aktiviert in hohem Maße diese Erscheinungen der Kapillarität.

Der Salzgehalt gewisser, durch das Vorherrschen bestimmter Pflanzen gekennzeichneter Regionen soll bei den Pflanzengesellschaften näher besprochen werden.

In den meisten französischen Arbeiten wird der Salzgehalt des Wassers nicht, wie sonst üblich, in Prozenten oder Promille angegeben. Man drückt ihn vielmehr in „Baumé-Graden" aus, die sich nach Aräometer-Messungen ergeben. Die Relation zu den Promille des Salzgehalts verhält sich ungefähr wie 1 : 1; 10⁰ Baumé entsprechen etwa einer Salzkonzentration von 1%.

Nach Paulus (1949) schwankt der Salzgehalt in den Etangs der Camargue zwischen 20—80⁰ Baumé = 2—8%; im Vaccarès soll es Konzentrationen bis zu 150⁰ B. = ca. 15% geben (nach Gourret, 1907). Vergleichsweise: Der Salzgehalt des Mittelmeers beträgt im Durchschnitt 3,8%.

Das Großklima

In der sengenden Sonnenglut des fast regenlosen südfranzösischen Sommers sinkt der Wasserstand der Lagunen und Sümpfe rapide infolge der sehr starken Verdunstung, und gleichzeitig erhöht sich die Salz-Konzentration enorm; sie kann schließlich stellenweise den Sättigungsgrad erreichen.

Die Temperatur des Wassers steigt bis zu 35° an; nur am Grund ist sie um 1—2° niedriger. Weite Lagunen-Flächen trocknen vollständig aus und gleichen dann mit ihren Salzinkrustationen und polygonalen Trockenrissen ganz und gar den „Schotts", den Salzpfannen Nordafrikas.

Während des Spätherbstes und Winters stehen umgekehrt riesige Areale der Trockensteppe ständig unter Wasser. Denn die Regenfälle der kälteren Jahreszeit lassen das Wasser der nun viel salzärmeren Lagunen und der Sümpfe sogleich über die flachen Ufer als Überschwemmungen hinaustreten.

Auch zu Eisbildung kommt es allwinterlich in ziemlich weitem Umfang. Überhaupt herrscht in der Camargue ein sehr brüsker Gegensatz zwischen kontinentalen winterlichen und marinen sommerlichen Einflüssen. Die allgemein gehaltenen Angaben über das Großklima im Rhônedelta, so wie sie sich i. d. Literatur finden, besagen etwa folgendes:

Im ganzen gesehen ähnelt das Klima dem der Provence; die absoluten Maxima und Minima der Temperatur sind jedoch erheblich extremer, die ersteren (Maximum: 38—40°) infolge der sehr intensiven Sonneneinstrahlung bei selten bedecktem Himmel, die letzteren (Minimum: — 15°) nicht zuletzt infolge der Wirkung des weiter unten zu besprechenden Mistrals. Das Delta der Rhône liegt auf der Jahresisotherme von ca. 14° (vergleichsweise: München: 7,7°). Es herrscht ein mediterranes Klima mit sehr charakteristischen lokalen Besonderheiten.

Hann (1911) bemerkt, daß die unmittelbar östlich an das Delta anschließende Steinebene La Crau die „französische Sahara" genannt werde; dasselbe gilt genau so für die Camargue.

Südöstlicher Seewind bringt Niederschläge, deren Kulmination in die Monate Oktober bis Dezember fällt, nämlich maximal bis zu 170/190 mm Regen am Tage. Ein zweiter Höhepunkt folgt in den Monaten März bis Mai. Der ganze Sommer ist mit einer durchschnittlichen Niederschlagsmenge von weniger als 2 mm so gut wie regenlos. Der Jahresdurchschnitt liegt bei 500 mm, aber in vielen Jahren bleibt die Regenmenge in der Camargue weit unter diesem Mittelwert, so z. B. der Durchschnitt 1936—43 an der Küste (Les Saintes-Maries) mit 351 mm. Die Niederschläge konzentrieren sich auf relativ wenige Tage.

Eine überragende Rolle unter den lokalklimatischen Faktoren fällt den fast permanent wehenden Winden zu, vor allem dem oft orkanartigen, berüchtigten M i s t r a l (= „maître", Meister) aus Nordwest, der vornehm-

lich während der kälteren Jahreszeit auftritt. Er geht, aus dem von Gebirgen eingesäumten Teil des Rhônetals wie durch einen Windkanal mit Düsenwirkung bei einer Stundengeschwindigkeit von 70—120 km hervorbrechend, voll ungeheurer Gewalt über die ungeschützte, deckungslose Delta-Insel. In den „Salzgärten" der Salinen, langen, schmalen, seichten Teichen, drängt der Sturm das Wasser am Südende zusammen und überdeckt die Dämme mit meterhohen salzigen Schaummassen. Am anderen Ende legt der Mistral den Boden der Teiche trocken. Auffliegende Flamingos und andere große und kleinere Vögel stehen in der Luft an die Stelle gebannt, ohne gegen den Sturm ankommen zu können. Dann stürzt der Mistral aufs Meer hinaus und läßt die Wellen sich seewärts überschlagen.

Bereits über den Bergen der Cevennen hat dieser Sturmwind seine Niederschläge abgesetzt. Infolgedessen nehmen im Tal der Rhône die Niederschlagsmengen von Norden nach Süden ab. Während sie in Valence 922 mm, in Orange 837, in Avignon 615 und in Arles 580 betragen, erreichen sie an der Küste im Mittel nur noch 504 mm. Damit sei die Camargue einer der regenärmsten Teile der französischen Mittelmeerküste.

Nach Trouche (1938) sollen die Niederschlagsmengen auch von den Rhônearmen bis zum Kernstück der Camargue, den Inseln des rièges, konzentrisch abnehmen.

Wie z. B. Jaus (1934/35) sehr richtig betont, wird in ökologisch-faunistischen Arbeiten das Klima meist nur sehr oberflächlich behandelt. Oft sagen die in Betracht gezogenen Einzel-Daten wenig zur Beurteilung des gesamten Klimas aus. Auch in der einschlägigen Literatur über die Camargue begnügt man sich meistens mit allgemeinen oder aus dem großen Zusammenhang gerissenen Angaben. Es wurde daher im vorliegenden Fall versucht, einmal aus Durchschnitten der Mittelwerte meteorologischer Daten von 4 aufeinanderfolgenden Jahren über das Rhônedelta und benachbarte Gebiete Folgerungen abzuleiten.

Benutzt wurden dazu die amtlichen Jahresberichte der Meteorologischen Kommissionen der Departements Bouches-du-Rhône und Vaucluse. An Stationen wurden ausgewählt: *Arles*, 3 m hoch, an der Spitze des Deltas und an der Bifurkation der Rhône gelegen; *Giraud*, kaum über Meeresniveau, liegt in der südlichen Camargue selbst, etwa 10 km von der Küste und ca. 2 km von der Großen Rhône entfernt. Als Vergleichsstationen fungierten: *Marseille*; *Gréasque*, etwa 20 km nordöstlich von Marseille, 322 m hoch gelegen, und *Avignon*, 20 m, ca. 40 km nördlich von Arles im Rhônetal.

Ein Vergleich der Daten dieser Stationen bestätigt zwar die allgemeine Angabe, daß die Sommer in der Camargue heißer sind als in deren Umgebung. Es überrascht jedoch, daß auch die Winter-Temperaturen — im Durchschnitt — im Rhône-Delta etwas höher liegen.

Freilich sind die Tagesschwankungen (Differenz zwischen Maximum und Minimum innerhalb 24 Stunden) hierbei nicht erfaßt. Es kann aber in einem Gebiet bei großen Tagesschwankungen zu denselben Mittelwerten kommen wie in einem anderen mit geringer Tagesschwankung. Die höher gelegenen Spitzenwerte finden sodann keinen Ausdruck.

Zeitraum: Dezember 1898 — November 1902

(Tabelle I)

		Dez.	Jan.	Febr.	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug.	Sept.	Okt.	Nov.	
1. Durchschnittswerte der Temperatur-Monatsmittel	Arles	6,3	6,9	6,9	9,5	14,0	16,1	20,4	22,9	21,9	19,9	14,6	9,0	
	Giraud	7,7	7,4	7,1	9,5	13,9	16,3	21,0	23,6	22,8	20,4	15,8	10,3	
	Marseille	7,4	7,8	8,1	9,5	13,5	15,7	19,9	22,2	21,7	19,3	15,4	10,4	
	Gréasque	4,9	5,3	5,2	7,1	11,5	13,6	18,9	21,9	21,2	18,4	13,4	8,0	
	Avignon	6,1	6,5	6,3	9,4	13,4	16,4	22,4	23,7	22,5	19,6	15,6	8,7	
2. Durchschnittswerte d. mittleren monatlichen Maxima	Arles	10,2	10,8	11,7	14,7	19,8	22,4	26,9	29,6	28,0	25,9	19,3	13,2	
	Giraud	12,2	12,1	11,9	14,6	19,1	22,6	27,1	30,0	28,9	26,2	20,9	15,1	
	Marseille	12,1	11,8	12,8	14,6	19,0	21,8	26,0	28,7	27,8	25,0	20,3	15,1	
	Gréasque	10,6	10,1	11,0	13,2	18,2	21,2	26,8	30,8	29,4	25,5	19,5	13,6	
	Avignon	10,9	10,7	11,8	15,4	20,1	24,5	30,0	31,1	29,2	25,4	21,2	12,8	
3. Durchschnittswerte d. mittleren monatlichen Minima	Arles	2,5	2,9	2,2	4,2	8,2	9,9	14,0	16,3	15,9	13,9	9,9	4,7	
	Giraud	2,7	2,7	2,2	4,3	8,7	10,6	14,9	17,2	16,7	14,6	10,7	5,5	
	Marseille	2,7	3,8	3,3	4,4	7,9	9,5	13,9	15,7	15,6	14,1	10,7	5,7	
	Gréasque	—0,4	0,5	—0,7	1,1	4,8	6,1	11,1	12,8	13,0	11,2	7,4	2,3	
	Avignon	1,2	2,2	0,9	3,4	6,7	9,3	14,8	16,3	15,8	13,8	9,9	4,6	
4. Durchschnittswerte der monatlichen Niederschläge	Arles	18,5	40,8	42,0	54,3	70,5	23,8	54,8	20,0	62,3	91,5	90,5	46,0	615,0
	Giraud	33,3	46,0	45,0	37,0	62,7	10,8	37,8	26,5	59,0	98,5	80,3	76,0	612,9
	Marseille	42,3	47,8	49,0	51,3	34,3	18,0	30,0	17,8	28,3	52,0	112,8	72,3	555,9
	Gréasque	63,8	39,3	58,8	63,8	53,5	31,0	29,8	22,0	45,0	55,8	130,5	78,8	672,1
	Avignon	44,5	26,8	23,0	49,3	42,3	44,8	43,8	23,8	50,5	65,8	126,5	49,5	590,6
5. Durchschnittszahl der Regentage	Arles	4,8	4,3	4,8	4,8	7,3	2,8	4,5	2,8	4,0	5,0	7,0	6,3	58,4
	Giraud	5,5	4,0	6,3	5,0	5,5	2,3	3,5	2,0	3,0	5,0	7,3	6,5	55,9
	Marseille	7,0	5,3	7,3	7,0	5,8	4,3	3,3	1,8	2,3	4,8	7,8	7,0	63,7
	Gréasque	7,5	6,5	7,0	6,8	8,0	7,0	3,5	2,5	3,0	5,0	7,5	7,3	71,6
	Avignon	5,8	5,0	6,3	6,0	8,0	5,0	5,0	3,3	4,8	6,8	7,0	6,0	69,0

Tabelle I besagt bei Nr. 1., daß Giraud im Sommer durchschnittlich höhere Temperaturen aufweist als Marseille, gegen Arles aber eher an Wärme zurücksteht (Seebrisen!).

Nr. 2. zeigt, daß die durchschnittlichen monatlichen Temperatur-Maxima von allen in Küstennähe gelegenen Orten in Giraud am höchsten sind.

Aus Nr. 3. geht hervor, daß die Durchschnitts-Minima in Giraud stets höher liegen (außer in Marseille, was jedoch stadtbedingt sein kann.)

Aus Nr. 4. ist nicht zu ersehen, daß die Camargue besonders regenarm wäre. Jedoch haben die nach Osten zu gelegenen Stationen außerhalb des Rhône-Deltas mehr Niederschlagstage (Nr. 5). Es regnet also in der Camargue weniger häufig, aber wenn, dann meist heftig (Gewitter!).

Die auf diesem Wege exakt zu konstatierenden klimatischen Abweichungen scheinen jedoch nicht so groß, daß sie zur Erklärung der biotischen Besonderheiten des Deltas wirklich ausreichen. Der entscheidende Faktor für die Sonderstellung der Camargue ist offenbar anderswo zu suchen: Es ist der Wind mit allen seinen sich in diesem Gelände ganz besonders stark auswirkenden Folgeerscheinungen, der exzessive Lebensbedingungen schafft.

Die tischebene, dürftig und niedrig bewachsene Küsten-Steppe ist ganz der unmittelbaren Wind-Einwirkung ausgesetzt. Dazu kommt noch die infolge ungehinderter Einstrahlung starke Überhitzung des Bodens. Im Rhône-Delta reißt der Mistral geradezu alle Feuchtigkeit an sich, trocknet aus und steigert ungemein die Verdunstung, die unter seinem Einfluß bis zu 1500 mm betragen kann. Die Temperatur vermag er sehr wesentlich und schnell zu senken; so z. B. nach einer Messung der mitten in der Camargue gelegenen Wetterstation von Salin de Badon am 31. 1. 45 vom Maximum bei 16.5^0 auf das Minimum von 0.2^0.

Wenigstens 90 Mistraltage hat das Rhône-Delta durchschnittlich pro Jahr, und meistens tobt der Sturm unaufhörlich mehrere Tage hintereinander *). Mit elementarer Gewalt drückt er die Salzwasser-Massen der nördlichen Lagunen in die Süßwasser-Kanäle u. -Gräben der östlichen Camargue und durch die Insel-Passagen in die südlichen Strandseen, so daß binnen einiger Stunden das Land weithin überflutet ist. Durch die erhöhte Verdunstung und das Abdrängen des Wassers steigt der Salzgehalt der Lagunen im Norden stark an, während er im Süden fällt.

In den Böden geht die Austrocknung infolge der außerordentlichen Feinheit ihrer Elemente weit in die Tiefe; die intensive Verdunstung läßt die Auslaugungen der tieferen Schichten in den Kapillaren emporsteigen. Infolgedessen überziehen nach dem Abflauen des Mistrals ausgewitterte blendendweiße Salzkristalle wie eine dünne Schneeschicht den trockenen Steppenboden. Diese Salz-Effloreszenzen breiten sich am weitesten aus in einer langen Periode trockener Winde; das Gegenteil bewirken die mit

*) Nach *Hann* (1911) ist anzunehmen, daß im Rhônetal durchschnittlich sogar jeder zweite Tag Mistral bringt.





Abb. 1. Salicornietum macrostachyae mit Salz-Effloreszenzen



Abb. 2. Salicornietum fruticosae mit Tamarisken-Gürtel



Abb. 3. *Juniperus phoenicea* und *Asphodelos cerasifer* in den Bois des rièges.



Abb. 4. Kampfrinder in der Salicornia-Steppe; am Horizont Tamarisken-Gürtel; im Vordergrund Salz-Effloreszenzen

Wasserdampf beladenen Winde von Osten und Südosten. Die Regenfälle waschen die obersten Bodenschichten aus. Auch in diesen findet also ein steter Wechsel der Salzkonzentration statt.

Das Mikroklima

Verdunstung und Luftfeuchtigkeit in ihrer gegenseitigen Beziehung und in ihrer Abhängigkeit von Temperatur, Winden und Niederschlägen sind Faktoren von ganz hervorragender biotischer Bedeutung. Neben dem Großklima sind für ökologische Untersuchungen die lokalen Verhältnisse des Mikroklimas besonders wichtig. Zu deren Erfassung wurden, den Ratschlägen von Prof. Geiger folgend, Messungen mit einem Assmannschen Aspirations-Psychrometer vorgenommen. Es konnten jedoch nur einige wenige solcher Messungen angestellt werden. Sie liefern um so genauere Resultate je windstiller die Atmosphäre ist. Der Wind stört die Beobachtungen außerordentlich, und die Ergebnisse von Tagesgang-Messungen lassen infolge seiner Einwirkung u. U. ein ganz falsches Bild vom Mikroklima entstehen; sie können daher fehlerfrei nur an völlig windstillen Schönwettertagen gewonnen werden.

Längere windstille Perioden gab es jedoch während des ganzen Aufenthaltes in der Camargue — auch nur während eines einzigen Tages — überhaupt nicht; fast ununterbrochen ist stärkere oder schwächere Luftbewegung vorhanden.

Demgemäß wurden für die Messungen zwei so gut wie wolkenlose Tage ausgewählt, an denen es wenigstens während der Mittagsstunden relativ windstill war. Um mindestens Anhaltspunkte zur Beurteilung der mikroklimatischen Verhältnisse zu finden, müssen Messungen in einem Zeitraum vorgenommen werden, der dem fixen Termin von 14 h möglichst nahe liegt. 14 h ist die Stunde, auf welche auch die eine der drei üblichen Großklima-Messungen des Tages gelegt wird. Um diese Zeit etwa werden die höchste Temperatur und die niedrigste relative Luftfeuchtigkeit des Tages erfaßt. Gerade für die Beurteilung der Existenzfaktoren von Mollusken ist die obere bzw. untere Grenze dieser Werte von besonderem Interesse.

Als Orte der Messungen wurden möglichst extreme Biotope gewählt und einander gegenüber gestellt. Diese Extreme waren räumlich jedoch nur einige hundert Meter voneinander entfernt. Diese Orte lagen entweder mitten in der trockenen *Salicornia*-Steppe oder wurden — am Rande der Trockensteppe liegend — unmittelbar von Wasserläufen oder Sümpfen und deren dichter Ufer-Vegetation begrenzt.

Die Messungswerte sind in Tabelle II niedergelegt.

Je eine Messung erfolgte an jedem Standort, indem das Psychrometer an einem Pfahl oder Baum hängend befestigt wurde. Dabei befand sich die Ablese-Skala in Augenhöhe des Beobachters, und die Ablesungen wurden nach dreiminutiger Aspirator-Bewegung vorgenommen.

(Tabelle II)

Messung	Wert		Bemerkungen
Trockensteppe; Messung I. (20. V.)			
1.) Pfahl — Feucht:	19	= 43%	Zeit: 13.45 h
Pfahl — Trocken:	27,8	e = 12,1	
2.) 10—30 cm — Feucht:	20	= 40%	Zeit: 14,20 h
10—30 cm — Trocken:	29,8	e = 12,6	Bedeckung: 0; Wind 2—3 SW Wetter tags zuvor: Heiß, wechselnd bedeckt, windig
Biotop a. fließendem Wasser; Messung I (20. V.)			
1.) Pfahl — Feucht:	19	= 51%	Zeit: 14.47 h
Pfahl — Trocken:	26,1	e = 12,9	
2.) 10—30 cm — Feucht:	22,2	= 49%	Zeit: 14.59 h
10—30 cm — Trocken:	30,4	e = 16,0	Bedeckung: 0; Wind 2—3 SW
Trockensteppe; Messung II. (25. V.)			
1.) Pfahl — Feucht:	18,6	= 32%	Zeit: 13.54 h
Pfahl — Trocken:	30,2	e = 10,3	
2.) 10—30 cm — Feucht:	19	= 31%	Zeit: 14.14 h
10—30 cm — Trocken:	31	e = 10,5	Bedeckung: 0; Wind 2—3 SW Wetter tags zuvor: Heiß, teilweise bewölkt, schwacher Wind
Biotop: Wassergraben u. Sumpfrand; Messung II (25. V.)			
1.) Pfahl — Feucht:	19,2	= 45%	Zeit: 14.58 h
Pfahl — Trocken:	27,6	e = 12,5	
2.) 10—30 cm — Feucht:	20,1	= 43%	Zeit: 14.46 h
10—30 cm — Trocken:	29,1	e = 13,1	Bedeckung: 0; Wind 2—3 SW

%-Werte = Relative Feuchtigkeit =
Verhältnis der bei der augenblicklichen Temperatur in der Luft *vorhandenen* Feuchtigkeit zu der bei dieser Temperatur *möglichen* Feuchtigkeitsmenge.

e = Dampfdruck = Wert des Wassergehaltes in g pro cbm Luft = Absolute Feuchtigkeit.

Die andere Messung soll vor allem das Mikroklima zwischen der Bodenvegetation, und damit den hauptsächlichen Lebensraum der Kleintierwelt erfassen. Hierbei wird das Instrument von der Hand des Beobachters 10—30 cm über dem Erdboden gehalten, und die Ablesung erfolgt nach einem 3-Minuten--Rundgang (in engem Kreise an jedem Standort während der Aspirator-Bewegung). Die auf diese Weise erzielten Messungsergebnisse ermöglichen einen Vergleich der mikroklimatischen Verhältnisse verschiedener Biotope.

Die Resultate der wenigen vorgenommenen Messungen zeigen immerhin deutlich, daß (wie zu erwarten war):

1. die reinen Trockensteppen die geringste Feuchtigkeit aufzuweisen haben,

2. die an den Gewässern gelegenen Örtlichkeiten größere Feuchtigkeit besitzen.

Innerhalb dieser als verschiedene Lebensstätten zu charakterisierenden Meßorte ergaben weiterhin:

a) die in 10—30 cm Höhe genommenen Messungen höhere Feuchtigkeitswerte als

b) die Ablesungen am Aspirations-Psychrometer in Augenhöhe des Beobachters.

Es sei hier vorweggenommen, daß die im Messungsbereich 2. a) gelegenen Klein-Biotope diejenigen sind, an denen sich (mit gewissen Ausnahmen) das Landmollusken-Leben der Camargue in auffälligster Weise konzentriert.

Die Flora

Zur Beurteilung ökologischer Fragen ist die Kenntnis der Pflanzenwelt der betreffenden Biotope sehr wichtig, denn gerade sie ist in ganz besonderem Maße von klimatischen und edaphischen Umweltsfaktoren abhängig. Auch die Behandlung des Haupt-Themas der vorliegenden Arbeit erfordert eine eingehende Beschäftigung mit den Pflanzengesellschaften der Beobachtungsgebiete. Ist doch u. a. die Frage, ob und inwieweit sich eine strenge Bindung gewisser Mollusken-Arten und mehr oder weniger scharf umrissener Mollusken-Gesellschaften an solche Pflanzen-Assoziationen nachweisen läßt, immer noch ganz in der Schwebe (vgl. z. B. Hagen, 1952).

Die Camargue ist ein außergewöhnlich günstiges Prüffeld für solche und ähnliche Fragestellungen. Denn sie enthält eine beschränkte Anzahl von besonders gut charakterisierten, distinkten, homogenen und gegeneinander abgegrenzten Pflanzen-Assoziationen.

Dagegen läßt die rezente Formation der ganzen insulären Enklave keine endemischen Pflanzenformen zu. Die Besonderheit dieser Enklave ist in erster Linie edaphisch bedingt; es ist vor allem die Bodenbeschaffenheit, von der die so charakteristische Flora abhängig ist.

Die herrschende, über endlose Flächen des Gesamtgebietes sich — fast wie natürliche „Monokulturen" — ausbreitende Vegetation ist die halophile Litoralflora, deren Charakterpflanzen fast alle zu den sukkulenten Chenopodiaceen, und zwar hauptsächlich zur Gattung *Salicornia*, außerdem zu *Obione*, *Salsola* und *Suaeda* gehören.

Alle sind sie den Salzböden besonders angepaßt und extrahieren aus den salzigen Lösungen das notwendige Wasser samt den für ihr Gedeihen nötigen Nährstoffen. Dadurch und infolge der schwachen Transpiration dieser sukkulenten Halophyten ist ihr Wasserhaushalt gesichert. So können sie in Böden mit einer Salzkonzentration gedeihen, die für die meisten anderen Pflanzen tödlich sein müßte.

Die hauptsächlichen halophilen Pflanzen-Assoziationen der Camargue sind:

I. Die Salztriftgesellschaften, Salicornieta

1. Salicornietum macrostachyae mit *Sphenopus gouani* (Graminee) (Abb. 1).

Das ist diejenige Halophyten-Gesellschaft, welche die größte Salzkonzentration (über 10%) verträgt. Diese Facies bildet die charakteristischen „plaques", das sind dichte Horste, welche durch völlig vegetationslose Zwischenräume geschieden bleiben.

2. Salcornietum fruticosae mit *Statice bellidifolia* (Plumbaginacee) (Abb. 2).

Diese Pflanzen-Gesellschaft gedeiht nur bei größerer Feuchtigkeit und schwächerer Salz-Konzentration. Nach Braun-Blanquet (1951) ist diese Assoziation ein Indikator für Böden mit einem Salzgehalt, der im Frühjahr 3%, im Sommer etwa 10% beträgt. Etwas höher als beim Salicornietum fruticosae typicum liegt das Maximum des Salzgehalts der Böden bei der häufig vorkommenden Subassoziation Salicornietum fruticosae obionetosum (mit *Obione portulacoides*).

Salicornia fruticosa formt eine fast zusammenhängende Vegetationsdecke.

Die Assoziationen, deren Leitpflanzen *Salicornia macrostachya* und *fruticosa* sind, bilden die bei weitem dominierende Vegetation in der ganzen Camargue, soweit dieselbe sich noch im ursprünglichen, nicht kultivierten Zustand befindet. Diese stellenweise ineinander übergehenden Gesellschaften sind es, die in großen Zügen das ganze Landschaftsbild gestalten. Zwischen dem Etang de Vaccarès und dem Meer, in der Basse Camargue, bestimmen sie seinen so eigentümlichen steppenartigen Charakter. Aber auch in der nördlichen Haute Camargue finden sich solche „sansouires" (Salztriften) noch hier und da.

Da diese Bezeichnung (Trift = Weide, Wiese) etwas irreführend erscheint, soll für die Salicornieta hier die Bezeichnung „Steppe" angewandt werden. Denn ihre einförmige Facies entspricht weitgehend diesem Begriff.

Sie ist zudem mit der Kategorie der Strandsteppen (Litorideserta) wenn nicht identisch, so doch sehr nahe verwandt. Dieselben werden definiert als unter dem Einfluß des nahen Meeres entstandene, mit Halophyten und Sukkulenten bewachsene Einöden; für diese edaphische Gruppe sei im Mediterrangebiet insbesondere *Salicornia fruticosa* typisch.

Viel weniger wichtig als die beiden vorgenannten Halophyten-Gesellschaften ist die Assoziation des Salicornietum radicantis, welches nur auf den die meiste Zeit inundierten Böden gedeihen kann. *Salicornia radicans* ist die mediterrane und atlantische Form des auch als einzige Art der Gattung in Mitteleuropa, im übrigen aber fast kosmopolitisch verbreiteten Queller *(Salicornia herbacea)*.

II. Die Salzwiesengesellschaften, Juncetea

Von diesen Assoziationen kommt für die Camargue in erster Linie der Juncion maritimi-Verband in Frage, der als mäßig bis schwach halophil zu bezeichnen ist. Er alterniert oft mit der später zu besprechenden *Brachypodium*-Formation und leitet zu den Tamarisken-Gürteln hin.

Auch die auffallenden stachligen großen Horste von *Juncus acutus* gehören zu den schwach halophilen Salzwiesen-Assoziationen. Sie finden sich meistens in reinen Facies, nur unterbrochen von fast vegetationslosen, höchstens mit *Bellis annua* bestandenen Zwischenflächen.

III. Die Tamarisken (Abb. 2)

Die Tamarisken-Gebüsche werden nicht als eigene Assoziation betrachtet. Ihre Facies ist jedoch in der Camargue eine so distinkte und einheitliche, daß sie unbedingt als besondere und dazu sehr charakteristische Gruppe in der Reihenfolge der für das Gebiet wichtigen und typischen Pflanzen gebracht werden muß, zumal die Tamariskengebüsche die einzige baumartige halophile Pflanzenformation der Camargue darstellen.

Die Tamarisken *(Tamarix gallica* und *africana)* finden sich stets in der unmittelbaren Nähe des Wassers. Meistens bilden sie hohe, dickichtartige Bestände. Obwohl die Tamarisken ausgesprochen halophil sind, können sie jedoch — nicht zuletzt infolge ihrer starken Transpiration — nicht wie die sukkulenten Halophyten in der trockenen Salzsteppe gedeihen. Dort aber, wo das nötige Wasser vorhanden ist, grenzen sie oft unmittelbar an die Salicornieta.

Eine gewissermaßen intermediäre Stellung zwischen halophiler und halophober Vegetation nehmen im Rhône-Delta einige Pflanzen-Formationen ein, die sich vornehmlich auf die Weideflächen beschränken. Tallon glaubt, daß sich diese Facies hauptsächlich infolge menschlichen Einflusses gebildet habe. So wird etwas erhöht liegendes Gelände, das vor Zeiten vom Menschen nach Rodung von Juniperus- und Ulmenhainen abgebrannt und umgebrochen worden war, von der Graminee *Brachypodium phoenicoides eingenommen.* Allmählich kann hier durch Ansiedlung der Stein-

linde, *Phillyrea angustifolia,* die Assoziation des Phillyreto-Jasminetum *(Jasminum fruticans)* entstehen. Sie stellt eine verarmte, durch Beweidung versteppte Modifikation der immergrünen mediterranen Macchie dar. Typische Pflanzen dieser trockenen Weidesteppen sind weiterhin: *Lonicera implexum, Ruscus aculeatus, Arum italicum* und *Geranium purpureum.*

Die nicht halophilen Pflanzen-Assoziationen der Camargue beschränken sich im wesentlichen einerseits auf das nicht oder kaum salzhaltige Gelände im Norden und an den Rhônearmen. Andererseits besetzen sie die Dünen-Formationen, und zwar sowohl diejenigen an der Küste selbst, als auch die alten Dünen-Züge, welche heute weitab vom Meer liegen.

Die wichtigsten der erstgenannten Kategorie — wobei vom Kulturland abgesehen werden soll — sind die folgenden:

1. Das Populetum albae

Es begleitet in seiner reinsten Ausprägung in hohen, dichten Beständen als Auwald und schmaler Saum die beiden Mündungsarme der Rhône. Außer der Silberpappel sind an der Assoziation vor allem Feldulme, Silberweide, Esche, Schwarzerle und Flaumeiche (selten) beteiligt.

In der feuchten Seeluft der Stromarme üppig wuchernder Efeu umschlingt mit oft armdicken Stämmen die Bäume bis zur Krone hinauf. Elemente dieser Formation, in erster Linie die Ulmen und Pappeln, begleiten — mit Ausnahme des südlichsten Delta-Teils — auch jeden Kanal und größeren Graben, der süßwasserführend von der Rhône weit in die Salzzone bis zu den Lagunen zieht. In Form von lichten Hainen hoher Baumbestände umgeben sie meistens ebenfalls die Kultur-Oasen der Gutshöfe inmitten der Camargue.

2. Das Scirpeto-Phragmitetum

Diese Assoziation von *Scirpus maritimus* und *Phragmites communis* säumt in gleicher Weise alle Wasserläufe, soweit sie nicht zu salzig sind. Ihre Hauptausbildung jedoch erfährt diese Gesellschaft an den Schilfsümpfen, die in großer Zahl, mit süßem oder wenig salzigem Wasser erfüllt, alle seichten Niederungen einnehmen. Sehr große und fast reine Schilfbestände finden sich vor allem am Ostufer des Vaccarès; ihr Umfang erweitert sich ständig, seit dieser größte Salzsee ganz neuerdings durch die stark vermehrte, wegen der Reiskulturen erfolgende Zuführung von Rhônewasser erheblich auszusüßen beginnt. Typische Begleitpflanzen dieser Assoziation sind u. a. *Scirpus lacuster, Typha latifolia, Iris pseudacorus, Butomus umbellatus.*

Die Sand-Gesellschaften der Dünen-Formation sind:

1. Die Ammophila-Medicago marina-Assoziation

Diese Gesellschaft (Strandhafer und Meeres-Schneckenklee) ist typisch für die mediterranen Dünen. In der Camargue beschränkt sie sich auf die direkt am Strand liegenden Dünenzüge. Charakteristische Begleitpflanzen dieser Formation sind *Malcolmia littoralis, Helichrysum stoechas, Anthemis maritima* und die Stranddistel, *Eryngium maritimum.*

2. Die Juniperus phoenicea-Assoziation

Diese stockt auf der Düneninsel-Reihe, die im Herzen der Camargue den Etang de Vaccarès von seinen südlichen Adnexen abriegelt. Mitten in den Salzlagunen wächst die Vegetation dieser „bois des rièges" über süßem Grundwasser, das hier, weil spezifisch leichter — ähnlich wie z. B. auf den Friesischen Inseln —, linsenartig das Salzwasser überlagert (vgl. Keilhack, 1917). So konnte hier eine völlig isolierte Zone „mediterraner" Gewächse entstehen. Auch bei den Küstendünen dürften ähnliche Verhältnisse vorliegen und die Existenz der halophoben Pflanzen erst ermöglichen.

Die Frage, ob es sich bei den bois des rièges um ein letztes Relikt der ganz ursprünglichen Pflanzendecke der Camargue in Form einer Art primitiven Urwalds handelt, bleibt umstritten. Wenn es sich tatsächlich so verhalten sollte, dann würde wohl letzten Endes nur die bereits besprochene Senkung der alluvialen Böden dafür verantwortlich zu machen sein, von der das Gebiet der „rièges" am wenigsten betroffen worden wäre. Heute jedenfalls bildet es mit seinen Baumwacholder-Hainen und dem Unterwuchs aus immergrünen Sträuchern wie *Pistacia lentiscus,* Rosmarin, *Smilax aspera, Phillyrea angustifolia* usw., mit Asphodelen, Narzissen, Gladiolen und Cistrosen das botanische Schaustück der Camargue (Abb. 3). Aber auch hier fehlen viele typisch mediterrane Floren-Elemente, die sonst in der Litoralzone häufig vorkommen, vollständig. Nach Flahault & Combres, 1894, steht auch das im Zusammenhang mit der relativ rezenten Bildung des Rhône-Deltas.

Die Wasserpflanzen

Typische Pflanzen der meist Süßwasser führenden Kanäle, Gräben und vieler Sümpfe sind *Chara crinita, Glyceria fluitans, Elodea, Myriophyllum, Utricularia vulgaris.* Wasser-Ranunkeln blühen auf den Sumpfflächen, u. a. wahrscheinlich die euryhaline Art *Ranunculus baudoti.* Charakteristisch für die Salz-Etangs ist *Ruppia maritima.*

Die Fauna

Ein Überblick der Fauna des Rhône-Deltas lehrt, daß vor allem in der niederen Tierwelt, bis zu den Insekten einschließlich, eine sehr stark ausgeprägte Verarmung der Arten festzustellen ist. Der Grund dafür liegt in den hier so extremen Bedingungen der Umwelt, wie sie durch die schon besprochenen äußerst schroffen klimatischen Faktoren zum Ausdruck kommen. Abwechselnde Austrocknungen und Überschwemmungen, enorme

Schwankungen der Temperatur und Luftfeuchtigkeit, ständiger Wechsel und hoher Grad der Salzkonzentration addieren sich zu einem ungewöhnlich lebensfeindlichen Milieu.

Es ist nur relativ wenigen niederen Tierarten gelungen, sich in scharfer Auslese Lebensbedingungen anzupassen, die im Vergleich zu den sonst in der südlichen Provence waltenden Verhältnissen als exzessiv zu bezeichnen sind.

Der Verarmung der Arten steht jedoch eine außerordentlich große Anzahl von Einzelindividuen der meisten Tierformen gegenüber, denen diese Anpassung voll geglückt ist.

Diese Tatsachen entsprechen ganz dem „II. biozönotischen Grundprinzip", wie es Tischler (1949) ganz allgemein formuliert hat: „Je mehr sich die Lebensbedingungen eines Biotops von Normalen und für die meisten Organismen Optimalen entfernen, desto artenärmer, aber individuenreicher kann die Biozönose werden. Je spezialisierter ein Biotop ist, um so charakteristischer ist auch seine Biozönose."

Eine ganz ähnliche Arten-Verarmung der niederen Fauna wurde — vergleichsweise — auch bei den botanisch-zoologischen Aufnahmen (insbes. Arachnoideen, Insekten, Mollusken) im Salzlachengebiet des Neusiedlersees (Formation der kontinentalen Salzsteppen mit hohem Soda-Gehalt) sehr deutlich festgestellt (Franz, Höfler & Scherf, 1936/37). Feuchtigkeit und Chemismus des Bodens erwiesen sich auch dort von entscheidendem Einfluß auf die Vegetation und die Verbreitung ausgesprochen halophiler Tiergesellschaften, zu denen besonders Käfer- und Wanzenarten zählen.

Wirbeltiere

Von der Arten-Verarmung in derartigen extremen Großbiotopen wie der Camargue bleiben nur die Wirbeltiere einigermaßen ausgenommen.

Unter den Säugern finden die wenigen größeren hier vorkommenden Formen anscheinend zum Teil optimale Lebensbedingungen. Das gilt vor allem für die zahllosen Wildkaninchen, denen offenbar die Bodenbeschaffenheit und auch die zur Verfügung stehende Nahrung besonders zusagt *).

Weiterhin ist bezeichnend, daß sich gerade im Rhônedelta die letzten und einzigen Kolonien des Bibers in Westeuropa halten konnten. Allerdings war das auf die Dauer nur durch strengen Schutz — also künstliche Maßnahmen — möglich. Von größeren Wildarten ist das Schwarzwild

*) Seit dem Sommer/Herbst 1953 sind die Kaninchen der Camargue schlagartig infolge der Myxomatose ausgestorben (*M. Müller*, briefl.). Mit ihnen verschwanden die großen Raubvögel (insbes. die Adler-Arten) und die Nattern, weil nun ihre Hauptnahrung fehlt. Das Ausbleiben der großen Äskulap-, Treppen- u. Eidechsennattern verursacht in erster Linie das des Schlangenadlers. — Wieder ein Beispiel mehr dafür, in welchem Ausmaß leichtsinnige menschliche Experimente das Gleichgewicht in der Natur stören können.

ziemlich häufig. Als halbwild lebende Haustiere der Camargue sind die kohlschwarzen Kampfrinder (Abb. 4), eine kleinwüchsige Schimmelrasse und die provencalischen Riesen-Esel bemerkenswert.

Die Camargue ist bekanntlich seit langem schon weitberühmt für ihre ungemein arten- und individuenreiche Vogelwelt. Dementsprechend liegt eine sehr große Anzahl rein avifaunistischer Arbeiten über das Gebiet vor. Relativ wenige Publikationen dagegen behandeln seine Vogelarten auch nach ökologischen Gesichtspunkten, so die von Madon (1932), Trouche (1938) und Gallet (1949) insbesondere die Charaktervögel der Camargue, die Flamingos. Reboussin (1931) und v. Westernhagen (1954) haben erstmalig den Versuch unternommen, bestimmte Vogel-Assoziationen in ihren Bindungen an gewisse Biotope herauszustellen.

Die Vögel sind ja in der Tat am allerwenigsten von den in der Camargue waltenden Umwelteinflüssen abhängig, bzw. können sich denselben gegebenenfalls jederzeit entziehen. Immerhin haben jähe klimatische Veränderungen, insbes. langandauernde, kalte Mistral-Perioden erheblichen Einfluß auf die Vogelwelt. Das gilt natürlich in erster Linie für eine ganze Reihe südlicher Formen, die hier in der Camargue mit exponierten Populationen auf einem der nördlichsten Vorposten ihres Verbreitungsareals vorkommen, wie Flamingo, Seidenreiher, Rötelfalke, Brachschwalbe, Bienenfresser, Cistensänger, Cettisänger, Tamariskensänger, Brillengrasmücke, Bartmeise usw.

Vor allem für die Flamingos trifft das zu. Die Art hält außerordentlich zähe an ihren Biotopen und Brutplätzen fest. Salzlagunen sind für diese geradezu als halophil zu bezeichnenden Vögel unbedingte Voraussetzung zur Ansiedlung. Freilich hatte ständige Verfolgung durch den Menschen lange Zeit hindurch so gut wie alle Brutversuche illusorisch gemacht, so daß das Brutvorkommen der Art im Rhône-Delta als fast völlig erloschen galt. Erst die neuerdings auch den Flamingos gewährten Schutzmaßnahmen haben als schöner Erfolg des Naturschutzgedankens die ursprünglichen Verhältnisse wiederhergestellt. Obgleich die Flamingos in milden Wintern zum Teil in der Camargue bleiben, werden sie doch durch Unbilden der Witterung öfters zur fast völligen Räumung ihrer Heimat gezwungen; oder sie gehen zahlreich in der Gewalt und Kälte des Mistrals und beim Zufrieren der Etangs durch Nahrungsmangel zugrunde. Auch die Tatsache, daß die Flamingos seit 1914, also seit rund 40 Jahren, höchstens zwanzigmal zur Brut geschritten sind, ist in erster Linie auf die wechselvollen hydrographischen Verhältnisse zurückzuführen, die ihrerseits durch klimatische Gegebenheiten bewirkt werden. Zu starke Austrocknung der Lagunen beeinträchtigt die Nahrungsbiotope der Vögel und entzieht dem Boden die beim Bau der Kegelnester unentbehrliche Feuchtigkeit; zu weitreichende und langandauernde Inundationen können ihre Brutbiotope gefährden.

Eine interessante brutökologische Beobachtung darf hier angeführt werden: Im Jahr 1953 zählte die Brutkolonie der Flamingos ca. 3000 Paare, während die Gesamtzahl im Rhône-Delta auf 10 000 Stück geschätzt wurde. Die Kolonie lag

nahe der Küste im Bereich der Salinen. Ein künstlicher, hoher Damm trennt dort die eingedeichten Salzgärten von den freien Lagunenflächen. Nur im feuchten, zeitweise leicht inundierten Gelände beiderseits des Damms hatten die Vögel ihre typischen Schlammkegelnester gebaut. Sie benützten aber auch den Damm selbst in einer Länge von mehreren hundert Metern zum Brüten. Hier legten sie ihre Eier einfach in ganz flache Mulden des trockenen Bodens, der als Baumaterial zur Errichtung der Nestkegel ungeeignet sein mußte. Bemerkenswert ist dabei, daß die Flamingos ihre Eier auch ohne Nestbau ablegen können, sofern nur der Brutplatz, in diesem Falle der Damm, gegen jede Überschwemmung gesichert ist. (Abb. 5)

Seidenreiher bleiben ebenso wie die Flamingos mindestens teilweise, zu kleineren oder größeren Flügen vergesellschaftet, den Winter über in der Camargue (M. Müller, briefl.). Sie vermögen also hier dem Mistral genau so zu widerstehen, wie die Seiden- und Silberreiher des Skutari-Sees am Balkan den eiskalten Borastürmen, was ich im Winter 1937/38 selbst feststellen konnte. Eigentlich möchte man gerade diese weißen Reiher für besonders wärmebedürftig halten; sie sind jedoch tatsächlich am Balkan von den südlichen Reiher-Arten die einzigen, welche zum Teil überwintern, während die übrigen (einschließlich Löffler und Sichler) wegziehen.



Abb. 5. Brutkolonie der Flamingos, 1953

R e p t i l i e n und A m p h i b i e n sind in der Camargue häufig. Auch die Zahl der Arten scheint wenig eingeschränkt zu sein. Ihre Organisation und Lebensweise machen sie offensichtlich weitgehend von den hier wirksamen Umweltsfaktoren unabhängig.

Dagegen zeigt sich selbstverständlich schon bei den Fischen eine starke Reduktion der Artenzahl. Nur relativ wenige Formen, unter ihnen in erster Linie der Aal, vertragen die zeitweise sehr hohe Salzkonzentration in den Lagunengewässern. Von Meeresfischen gehen vor allem die Seenadel *(Syngnathus abaster)* und die Meeräsche *(Atherina boyeri)* bis in den Etang de Vaccarès.

Gliedertiere

Bei den Insekten zeigt schon eine oberflächliche Betrachtung gegenüber der reichen Fauna in der übrigen Provence die erhebliche Verarmung an Arten, die natürlich primär mit der Floren-Verarmung im Zusammenhang steht. Massenentfaltung von Individuen zeigen nur gewisse Dipteren, vor allem Mücken-Arten, welche in der wärmeren Jahreszeit zur Landplage werden. Ihre Metamorphose findet in vielen Gewässern beste Bedingungen vor, was aber nicht für *Anopheles* gilt.

Auffällige Käfer sind in der Camargue einige große Pillendreher *(Scarabaeus),* die vor allem in den Dünen zu finden sind.

Die großen Singzikaden lassen sich erst vom Juni an, und hauptsächlich im Kulturland, hören.

Die ansehnlichen Skorpione und Skolopender der Provence wird man in der Camargue meist vergeblich suchen; dagegen trifft man unter Steinen und selbst in den Häusern Spinnenasseln *(Scutigera)* an.

In den „Beiträgen zum biologischen Studium der Camargue" gibt Deleurance (1941), speziell am Beispiel der räuberischen Grab- und Wegwespen *(Sphecidae)* ein anschauliches Bild davon, wie sehr die Lebensäußerungen hier eingeschränkt und modifiziert werden (u. a. Behinderung der Brutpflege durch Wind und Wasser; Instinkt-Umstellung auf andere Beutetiere, die ihren Larven zur Nahrung dienen sollen, als Folge der Arten-Armut).

Petit & Schachter (1941) zeigen in denselben Veröffentlichungen, wie es unter dem Einfluß abnormer Hitze und Trockenheit zu einer Art Koexistenz von ganz verschiedenen Tieren (Carabiden, Nereiden, Mollusken) kommen kann. Die Individuen hausen in einem gemeinsamen Habitat, nämlich in tief in die Erde reichenden Gängen, um der Austrocknung zu entgehen.

Wie dieselben Autoren (1941; 1949/50) eingehend dargelegt haben, hat die temporäre, partielle Austrocknung der Lagunengewässer, Sümpfe, Gräben usw. eine vollständige Umkehr der Biotope und ihrer Biozoenosen zur Folge. Die Sukzessionen alternieren also in relativ sehr kurzen Perioden. Die aquatische Fauna wird ersetzt durch zwar halophile, gegen den Grad der Salzkonzentration jedoch ziemlich indifferente Landinsekten, in erster Linie sehr zahlreiche kleine Carabiden (z. B. *Dyschirius salinus),* in zweiter Linie Staphyliniden. Diese Käfer ernähren sich ihrerseits von den absterbenden Wassertieren und deren Kadavern. Tagsüber verbergen

sich die Koleopteren unter Steinen, Holzstücken, *Cardium*-Schalen und angeschwemmten *Ruppia*-Polstern; das „Mikroklima" an solchen Orten garantiert ihnen ein Mindestmaß von Feuchtigkeit.

Die auffälligsten halophilen Insekten des Rhônedeltas sind großköpfige Laufkäfer der Gattung *Scarites;* sie finden sich indessen fast ausschließlich am Meeresstrand.

Moderne ökologische Untersuchungen über einen wesentlichen Teil der Gesamtfauna der Camargue veröffentlichte *Schachter* (1949/50). Die Arbeit leidet jedoch entschieden unter zu weiter Zielsetzung, denn sie behandelt die ganze aquatische Fauna des Gebietes. Wenn sie auch Anspruch auf faunistische Vollständigkeit verneint, muß doch z. B. das Fehlen einer so auffallenden und in der Camargue häufigen Art wie *Hydrous piceus* erstaunlich wirken. Die Autorin hebt mit Recht hervor, daß das Rhône-Delta für jeden Zoologen, der nicht gerade Ornithologe ist, sich als völlig „vierge" erweise. Das gelte besonders hinsichtlich ökologischer Studien, für die sich hier ein großartiges Feld biete.

Die angezogene Arbeit beschäftigt sich hauptsächlich mit den Wasserinsekten, Crustaceen und den Wassermollusken. Bei allen diesen Tiergruppen ist — besonders soweit es sich um Süßwasserbewohner oder Oligohalobionten handelt — auch im Bereich der Camargue selbst eine von Norden nach Süden und von den Rhônearmen zum Zentrum der Mündungsinsel fortschreitende Arten-Verarmung zu konstatieren; sie ist natürlich durch die in denselben Richtungen fortschreitende Zunahme des Salzgehalts bedingt, welcher hier den Grundfaktor für die Verbreitung wasserbewohnender Organismen bedeutet und scharfe Grenzen zieht.

So wurden nach den faunistischen Listen der Publikation in den großen Salz-Etangs selbst keinerlei Wasserinsekten, weder im Larven- noch im Imago-Stadium, gefunden. Aber schon in Brackwassergräben, nahe den Lagunen-Seen (z. B. fossé de la route), deren Salzgehalt mit ca. 1,45% angegeben wird, treten einige Libellen- und Dipteren-Larven, Wasserwanzen und -Käfer auf (darunter übrigens auch der in der Aufzählung nicht erscheinende Kolbenwasserkäfer). Die größte Arten-Entfaltung zeigt sich jedoch erwartungsgemäß erst in den unmittelbar durch die Rhône gespeisten Wasserläufen mit einem ganz minimalen Salzgehalt (ca. 0,02%).

Auch unter den Kleinkrebsen zeigt sich recht deutlich eine Arten-Reduktion im Süden der Basse Camargue, während die Individuenzahl auch dort hoch bleibt. Verschiedene Salzkonzentration bewirkt Artenwechsel. *Diaptomus wierzejskii* ist im Rhône-Delta nur aus Gewässern bis zu 1,1% Salzgehalt bekannt geworden; in stark mesohalinem Wasser wird die Art durch *Diaptomus salinus* ersetzt, diese wieder in polyhalinem Wasser von *Eurytemora velox.* Die erst- und die letztgenannte Art sollen, wie vielleicht auch die nur im Norden des Deltas vorkommende, sonst in ganz Südfrankreich angeblich fehlende Wasserassel *(Asellus aquaticus)* Diluvial-Relikte sein. Das südlichste Stromgebiet würde demgemäß ein Refugium darstellen, wie es hinsichtlich der Flora Roi (1937) für den ganzen Küstenstrich vom Kap Couronne bis zur Orb-Mündung nachgewiesen hat.

Von Süden nach Norden ist die in allen europäischen Meeren heimische Sandgarneele *(Crangon crangon)* bis in den Etang de Vaccarès vorgedrungen.

In den unter Wasser stehenden Reisfeldern tritt häufig der Kiemenfuß, *Triops (= Apus) cancriformis* auf.

Wasser-Mollusken

Unter den Süßwasser-Mollusken finden sich die stenohalinen Formen: fast alle Planorbiden, dann *Ancylus (= Acroloxus) lacustris* *), *Aplexa hypnorum* und die kleinen Muscheln (Sphaeriiden) nur nahe den Rhônearmen in von diesen gespeisten Wasserläufen usw. Während die Fundorte der genannten Schnecken fast ohne Ausnahme im Norden des Deltas liegen, kommen die Muscheln auch weiter südlich vor.

Dagegen leben nach eigenen Beobachtungen im Mittelteil der Camargue, in den mindestens zeitweise stark mesohalines bis polyhalines Brackwasser enthaltenden, den Salzlagunen unmittelbar benachbarten Gräben Roubine du Roy (Salzgehalt: 0—1,5%) und Fossé de la route (0,2 bis 1,7%), recht häufig Süßwasserarten wie *Physa acuta, Lymnaea (Radix) limosa, Lymnaea (Stagnicola) palustris, Lymnaea (Stagnicola) fusca;* erheblich seltener ist *Bithynia tentaculata.*

Die lokale Verteilung der Süßwasser-Pulmonaten entspricht den Untersuchungen von Jaeckel (1925; 1952) in Deutschland. Diese ergaben, daß die Lymnaeiden, von denen ja einige Arten auch ständig in der Ostsee leben, die relativ höchste Salzkonzentration vertragen, die Planorbiden nur eine geringere.

Die Arbeiten von Schachter (1944; 1949/50) führen insgesamt 36 aquatische Mollusken-Formen (30 Schnecken und 6 Muscheln) auf. Unter den ersteren befinden sich 23 (bzw. 20 — siehe unten!) Süßwasser-, 4 (5) Brackwasser-[1]), 1 marine und 2 mehr oder weniger amphibische Litoral-Formen [2]). Die Muscheln sind 4 Süßwasser- und 2 marine Arten.

Die verhältnismäßig große Anzahl von Süßwasser-Formen ist auffällig. Man darf jedoch nicht vergessen, daß die Camargue — abgesehen von den Rhônearmen selbst — doch in dem ausgedehnten, Rhônewasser führenden Kanal- und Grabensystem und auch in großen Sumpfflächen viele temporär reine oder annähernd reine Süßwasser-Biotope besitzt.

Ein Vergleich der Süßwasser-Mollusken der Camargue mit denjenigen einer weiter stromaufwärts gelegenen Region, der Umgegend von Avignon, ist nach einer älteren Arbeit von Caziot (1894) möglich. Nach Ausmerzung der zahlreichen, hier noch als „gute Arten" gebuchten Synonyma bleiben rund 33 Schneckenarten. Diese Zahl ergibt sich unter Außerachtlassung der bekanntlich ökologisch stark modifizierten Arten der Gattungen *Lartetia, Moitessieria, Paulia,* die a priori für die Camargue nicht zu erwarten sind.

---

*) Aus Zweckmäßigkeitsgründen folge ich durchweg der Nomenklatur von *Germain* (1930/31), als dem modernsten und umfassendsten malakozoologischen Werk über die französische Fauna. Nur soweit es sich um Formen handelt, welche auch bei *Ehrmann* (1933) aufgeführt sind und dort einen anderen wissenschaftlichen Namen haben, wird derselbe zusätzlich eingeklammert angegeben. Die Nomenklatur der Mollusken ist noch derart schwankend und ungleichmäßig, daß man einer festen Norm folgen muß, um Mißverständnisse auszuschließen.

[1]) *Assemania (= Assiminea) littorina* und 3 *Paludestrina (= Hydrobia)*-Arten, außerdem nach *Paulus* (1943) *Peringia tetropsoides.*

[2]) *Phytia myosotis* und *Leuconia micheli.*

Andere Arten, vor allem aus den Gattungen *Belgrandia, Physa (fontinalis), Ancylastrum (= Ancylus) (fluviatilis, costulatum, capuloides), Bythinella (sorgica), Theodoxus (fluviatilis* — in Südeuropa nicht euryhalin wie in Nordostdeutschland) leben meist nur in klaren Quellbächen oder schnellfließenden Gewässern und kommen dementsprechend für das Rhône-Delta gleichfalls nicht in Frage.

Weitere Differenzen erklären sich zum Teil daraus, daß südliche Arten der Gattung *Pseudamnicola,* welche sich nicht weit von der Küstenregion entfernen, offenbar nicht bis Avignon reichen.

Drei von Schachter genannte, in der Liste Caziot nicht erscheinende Formen von *Spiralina* *) können gestrichen werden, da sie meistens nur als Varietät von *Spiralina rotundata* bzw. *spirorbis (= Anisus leucostomus, spirorbis)* angesehen werden. Diese beiden „guten Arten" finden sich jedoch in den Listen beider Autoren. Die von Schachter würde damit von 23 Formen auf 20 reduziert.

Die vergleichende Übersicht zeigt im übrigen weitgehende Übereinstimmung der Schnecken-Arten, aber starke Einschränkung der Planorbiden und gänzliches Fehlen der Vivipariden in der Camargue, von denen bei Avignon jedoch auch nur eine Form lebt.

Auch die Sphaeriiden-Arten sind in beiden Regionen die gleichen. Die in der Gegend von Avignon formen- und individuenreich auftretenden Najaden und die Wandermuschel fehlen in den Gewässern der Camargue außerhalb der Rhônearme vollständig. Ob sie in diese eindringen, ist aus den Arbeiten von Schachter nicht ersichtlich. Diejenigen von Paulus (1942; 1949) nennen die Muscheln für die Mündungsgebiete gleichfalls nicht. Sicherlich genügt das durch oft und weit einflutendes Meerwasser in den Mündungsarmen gestaute Brackwasser, um mindestens für weite Strecken flußaufwärts die großen Süßwassermuscheln fernzuhalten. Denn die limnischen Formen sind viel empfindlicher gegenüber Salzanreicherung des Wassers als die marinen gegen Aussüßung (Remane, 1934). *Dreissensia* ist rhôneabwärts bis Arles, in dessen Wasserleitungen sie zeitweise schädigend auftrat, gekommen; in der Ebene La Crau, östlich der Camargue, besiedelte sie auch den Kanal de Bouc.

Subfossile Ablagerungen von Unioniden und Planorbiden finden sich bis zur Einmündung der Kleinen Rhône in das Meer.

Ein Teil der Süßwasser-Mollusken vermag mithin in der zentralen und südlichen Camargue infolge des Salzgehalts der Gewässer und dessen Fluktuationen überhaupt nicht zu existieren. Andere Arten konnten sich an diese Verhältnisse in größerem oder geringerem Maße anpassen. Die Individuenzahl, mit der die einzelnen Formen auftreten, ist ein guter Maßstab für den Grad der Anpassungsfähigkeit. Ganz gewiß sind hier manche Formen seit dem allmählichen Eintreten extremer Umwelteinflüsse nach

*) *Spiralina perezi, fragilis* und *milleti.*

und nach ganz ausgestorben. Der Beginn einer radikalen Verschlechterung der Lebensbedingungen dürfte mit dem Schwinden aller ursprünglichen Rhône-Verzweigungen innerhalb des Deltas selbst zusammenfallen.

Die Haute Camargue ist heute das Gebiet von Arten, die, in ihrer Existenz labil geworden, nur noch als aussterbende Relikte betrachtet werden können, z. B. *Planorbis (Coretus) corneus* und *Aplexa hypnorum*. Im Gegensatz zu diesen ist *Planorbis planorbis* (= *Tropodiscus planorbis)* in der Haute Camargue resistent und individuenreich; ihr Verbreitungsareal erstreckt sich jedoch nur nördlich des Vaccarès. Dasselbe gilt für *Planorbis septemgyratus* (= *Anisus septemgyratus),* die aber offenbar an einigen isolierten Punkten darüber hinaus von allen Tellerschnecken am weitesten nach Süden vorrückt.

Noch weiter südlich beginnt die eigentliche Domäne der Brackwasser-Formen, unter denen die Paludestrinen infolge ihrer ganz außerordentlichen Individuenmenge vorherrschen und selbst hyperhalinem Wasser nicht fehlen.

Zusammenfassend läßt sich über die Süßwasser-Mollusken der Camargue aussagen, daß sie allesamt nicht als spezifisch für die Biotope des Gebiets anzusehen sind. Es handelt sich bei ihnen entweder um Relikte, resistente Formen oder Eindringlinge, denen eine teilweise Adaptation geglückt ist — bei den einzelnen Arten in ganz verschiedenem Maße. Der Weg für weiteres Eindringen in das Delta ist heute das künstliche Netz der Süßwasserkanäle und -gräben, Hemmungsfaktor in erster Linie die bis in dieses Netz reichende Schwankung im Salzgehalt.

Von den im Rhône-Delta aufgefundenen fossilen, marinen Konchylien sind nur einige wenige, wärmeliebende Formen aus dem jetzigen Litoral der Camargue gänzlich verschwunden; sie treten heute lebend erst in nord- und westafrikanischen Gewässern auf.

Ins Brackwasser der Kleinen Rhône dringen 70, in das der Großen Rhône nur 22 marine Arten vor, die alle von geringerer Größe sind als im Küstenmeer. Süßwasserformen fehlen in den Flußmündungen anscheinend ganz.

Die Reduktion der Artenzahl in der Mündung der Großen Rhône führt Paulus (1942, 1949) darauf zurück, daß sich hier nur sandiger Grund befindet, im Gegensatz zum teils sandigen, teils tonigen Boden in der Kleinen Rhône. Das Mittel des Salzgehalts beträgt im Petit Rhône 10—20^0 Baumé = 1—2%. Bei Port St. Louis, im Grand Rhône, 8 km vor der Mündung, wurden noch bis zu 5^0 Baumé = 0,5% gemessen; erst 500 m von der Mündung entfernt steigt die Salzkonzentration auf ca. 1%. Nur so weit etwa gehen auch die Meeresmollusken in den Strom hinein. Die angegebenen Salzwerte beziehen sich jedoch nur auf die obersten Wasserschichten; am Grunde, in den Biotopen der Mollusken, dürften sie infolge der viel größeren Dichte des Meerwassers gegenüber dem Flußwasser weit höher sein. Naturgemäß sind aber die Fluktuationen der Salzkonzentration in Fluß-

mündungen infolge der unmittelbaren Berührung von Süß- und Meerwasser sehr beträchtlich und nicht leicht zu bestimmen.

Eine Arbeit von Paulus & Mars (1942) über die Meeresmollusken des der Camargue benachbarten Litorals von Marseille führt 617 Schnecken- und Muschelarten, darunter 550 beschalte Formen auf. Natürlich ist aber dort, an einer abwechselnd felsigen und sandigen Küste, die marine Fauna viel reicher als in der seichten, einförmigen, ausschließlich durch Alluvionen gebildeten Strandzone des Rhône-Deltas. Jedoch auch hier zeigen die besonders am Nord—Süd-Küstenabschnitt von Beauduc in einer Breite von mehreren hundert Metern am flachen Strande durch die Westwinde angespülten Konchylien-Lager die Fülle der Arten und Individuen des Mittelmeers.

Von den im vorgelagerten Küstenmeer durch Paulus (1949), nach einer sicherlich noch unvollständigen Liste, festgestellten rund 130 Schnecken- und Muschelarten haben nur 28 den Eingang in die Lagunen selbst gefunden und sich den dortigen Lebensverhältnissen anpassen können. Auch die dem Meer entstammenden Schaltiere vermögen eben zum allergrößten Teil weder die temporäre Übersalzung in den Lagunen noch die brüsken Schwankungen der Temperatur zu ertragen; die zeitweiligen Austrocknungen der Etangs im Sommer und Vereisungen im Winter lassen obendrein ganze Populationen zugrundegehen. Übermäßige Erhitzung bewirkt zudem in den seichten, stehenden Gewässern der Etangs durch Zersetzung der organischen Bestandteile des Grundschlamms auch starke Fäulniserscheinungen mit entsprechendem Sauerstoffschwund. Eine höhere Salzkonzentration als etwa 5% können nur ganz wenige Mollusken-Arten zeitweise aushalten (vergleichsweise der Salinenkrebs *Artemia salina* und die Larve der „Salzfliege" *Ephydra,* welche jedoch außerhalb der Salinen nicht im Rhône-Delta vorkommen, bis 16%, nach Machura (1935) sogar bis zu 35%).

Die 28 marinen, in der Camargue auftretenden Arten erfahren insofern noch eine sehr beträchtliche Minderung, als von ihnen nur 6 regelmäßig und häufig gefunden werden. Die übrigen kommen mehr gelegentlich und vornehmlich in den südlichsten, heute noch mit dem freien Meer kommunizierenden Strandlagunen vor; der Autor bemerkt ausdrücklich, daß der Formenreichtum am größten in denjenigen Etangs ist, welche direkte Verbindung mit dem Meer haben.

Unter den marinen Mollusken der Camargue ist *Cardium edule* bei weitem die dominierende, in wahren Unmassen auftretende Art, die geradezu den Prototyp einer euryhalinen und eurythermen Form mit weiter ökologischer Valenz darstellt und eine der zähesten und anpassungsfähigsten ist. Denn die lokalen Populationen sind ja weder an isohalines brackiges noch an isohalines übersalziges Wasser als solches adaptiert, sondern vielmehr an einen exorbitanten W e c h s e l des Salzgehaltes.

Mars (1949;1951) hat die Variabilität dieser Art in den mediterranen Etangs Frankreichs eingehend untersucht. Er widerspricht einer, insbesondere von Bateson (1889) und auch von Paulus (1949) vertretenen Theorie, welche ziemlich allgemein akzeptiert worden war. Sie besagt, daß mit steigendem Salzgehalt die Größe und Dicke der Schalen und ihre Rippenzahl abnehme, die Schalenform sich ändere; mit niedriger werdender Salzkonzentration verlaufe die Entwicklung im umgekehrten Sinne. Mars läßt dagegen mit Loppens (1923) als abändernden Faktor nur die wechselnde Beschaffenheit des Grundes der Gewässer (steinig — sandig — tonig) gelten, für die Größenabnahme auch das Leben in räumlich eingeschränkten Biotopen.

Die allgemein bekannte Tatsache der sehr erheblichen Größenreduktion der Herzmuscheln (und anderer Mollusken) in der Ostsee von Westen nach Osten, also mit abnehmendem Salzgehalt, scheint für die Richtigkeit seiner Annahme zu sprechen. Dagegen bleibt auch von Mars das Faktum der im Durchschnitt auffallend geringen Größe der Herzmuscheln in den Etangs des Rhône-Deltas (insbesondere Vaccarès und Fournelet) unbestritten.

Leider sind jedoch die Messungsresultate der sämtlichen sich mit diesen Fragen befassenden Arbeiten nicht exakt variationsstatistisch unterbaut; es läßt sich daher Endgültiges kaum aussagen. Am wahrscheinlichsten dürfte es wohl sein, daß die besonders euryhaline Form *Cardium edule* eben das Optimum ihrer Entwicklung im durchschnittlichen Salzgehalt des Meerwassers findet. Nach den Extremen zu nimmt dagegen der Körperwuchs und damit die Ausbildung der Schale ab. Die Extreme liegen aber eben sowohl im sehr geringen Salzgehalt ausgesüßter Binnenmeere wie in der Übersalzung der Lagunen (oder auch gewisser großer Inlandbecken, z. B. Aralsee — Remane, 1934). Sie können letzten Endes bis zur Nanonie und zu Kümmerformen führen. Es ist jedenfalls näherliegend, dafür in erster Linie den mächtigen Faktor der Salzkonzentration verantwortlich zu machen, als einen doch immer mehr oder weniger vagen Zusammenhang zwischen dem „formenden" Substrat und der Schalen-Beschaffenheit zu konstruieren. Ob freilich zu hohe und zu niedrige Salzkonzentrationen unmittelbar oder nur mittelbar wirken, wird sich schwer entscheiden lassen. Wahrscheinlich trifft aber beides zu. Die Reduktion der Körpergröße in den Etangs der Camargue und im später noch zu besprechenden Etang de Bolmon beweist jedenfalls, daß diese Biotope der individuellen Entwicklung nicht förderlich sind; vor allem wohl auch deswegen, weil sie infolge des Grades ihres Salzgehaltes, extremer Temperaturen usw. schlechte Nahrungsproduzenten für die Mollusken sind. Daß trotzdem ein Überfluß an Individuen besteht, deutet Mars so, daß offenbar in diesen abgeschlossenen Lebensräumen die Fortpflanzung gesicherter ist als im Meer. Vor allem sei das kritische Larven-Stadium in den Lagunen viel weniger durch die Anwesenheit räuberisch lebender Tiere gefährdet. Auch die „concurrence vitale" sei hier infolge der ganz geringen Artenzahl von Mollusken ungleich schwächer als in den marinen Biozönosen. Mars bezieht sich dabei

auf Brunelli (1930; 1933), der wohl auch als erster in seinen Arbeiten über Assoziationen mediterraner Lagunengewässer das Prinzip „Artenarmut — große Individuenzahl" herausgestellt hatte, welches neuerdings eine Publikation von Kaltenbach (1949) auch für fossile Mollusken (Nordafrikas) bestätigen konnte.

Im übrigen kann der den Studien von Mars hauptsächlich zugrundeliegende Etang de Berre bei Marseille, der größte der französischen mediterranen Etangs mit mehr als 15 000 ha Fläche, ebensowenig wie der ihm faunistisch sehr nahestehende Etang de Thau, ökologisch mit den typischen Lagunen des Rhône-Deltas gleichgestellt werden. Schon ihre Tiefe — beim ersteren bis 9 m, beim letzteren bis zu 30 m — weist auf einen ganz anderen geologischen Ursprung hin. Der Etang de Berre rührt nicht von einer Delta-Bildung her, sondern wurde beim Rückzug des Meeres während der präflandrischen Regression ausgeleert und in der flandrischen Transgression im Höhepunkt der Würm-Zeit wieder aufgefüllt. Der marine Charakter dieser Strandseen bleibt unverkennbar: Im Etang de Berre ist der Salzgehalt etwas niedriger als im Meer, was durch die Absperrung und den Zufluß von Süßwasser bewirkt wird. Seine isolierte Mollusken-Fauna weist nicht nur Litoral-Formen auf, sondern auch solche, die im Meer selbst teilweise in viel größeren Tiefen vorkommen. Daß die Artenzahl erheblich reduziert ist, erklären Absperrung, Isolierung, geringe Tiefe und geringerer Salzgehalt zur Genüge. Immerhin beträgt sie rund 100 Formen gegenüber den 28 (bzw. 6) Arten in den Etangs der Camargue, also doch eine sehr erhebliche Bereicherung. Mars bezeichnet den Etang de Berre und den de Thau als Brackwasserseen, ähnlich dem Schwarzen Meer. In solchen gehe zwar eine allmähliche physiologische Differenzierung der mediterranen Mollusken vor sich, die jedoch ihren Ausdruck noch nicht oder kaum auch in morphologischen Differenzierungen erhalten habe. So können z. B. die mediterranen Mollusken des Schwarzen Meeres eine Rückkehr in ein Milieu von mehr als 2,8% Salzgehalt nicht mehr vertragen. Die vorgenannten Etangs enthalten Brackwasser in des Wortes eigenster Bedeutung, also ein Gemisch von Süß- und Meerwasser, dessen Salzgehalt mithin unter dem des letzteren liegt. Die Lagunen der Camargue hingegen enthalten Wasser, dessen Salzkonzentration — mindestens temporär — weitaus höher ist als die des Meeres selbst und beim allmählichen Verdunsten stellenweise praktisch bis zur Sättigung ansteigen kann. Der Etang de Berre ist aber immer noch als isohaliner mariner Biotop zu definieren, im Gegensatz zu den inkonstanten, temporär hyperhalinen, biotisch sehr verarmten lagunären Biotopen der Camargue-Salzseen mit ihren in jeder Hinsicht exzessiven Verhältnissen.

Der Etang de Bolmon, ein Anhängsel des Etang de Berre und von ihm nur durch eine schmale Nehrung abgetrennt, ist interessanterweise ein ausgesprochen intermediärer Typ, der in vieler Beziehung den Etangs des Rhône-Deltas ähnelt; so mit seinem stets wechselnden, zeitweise erheblichen Salzgehalt, der geringen Tiefe (bis 2 m), der starken Arten-Ver-

armung (nur noch 10 Mollusken-Arten) und der Größen-Reduktion der Herzmuscheln, die denen der Ostsee sehr ähnlich sind.

Die Fauna der mediterranen Etangs ist (nicht nur soweit sie die Mollusken betrifft) in verschiedenem Maße ein Relikt der originalen Meeresfauna. Ein Typ wie z. B. der Etang de Berre ist, als Biotop betrachtet, der erste Grad, den die Entwicklung in isolierten Meerwasserbecken einschlägt; den letzten Grad der Umwandlung bilden die lagunären Typen wie die Etangs der Camargue, insbesondere der Vaccarès und seine Adnexe. Die Lebensbedingungen werden, langsam aber sicher, schlechter; die Tierwelt nimmt allmählich den Charakter einer Reliktenfauna an. Hier bleiben als Reste des Molluskenlebens schließlich kaum mehr als *Cardium edule, Cardium exiguum, Abra ovata, Rissoa oblonga, Rissoa lineolata* und einige *Paludestrina (=Hydrobia-)*Arten. Die nach Gourret (1897) im Vaccarès vorkommenden Muscheln *Tellina tenuis* und *Abra alba* scheinen seit der völligen Abdeichung des Lagunensees infolge der dadurch hervorgerufenen übermäßigen Fluktuationen der Salzkonzentration verschwunden zu sein.

Von den Unmengen der in den Etangs lebenden Herzmuscheln zeugen die Uferwälle aus ihren Schalen, die als kleine Dünen, bis zu 30 cm hoch, die Lagunen säumen. Sie beweisen aber auch, daß unter den herrschenden Umweltsbedingungen sogar die Grenzen der ökologischen Valenz dieser euryöken Art oft genug überschritten werden. Die größeren von den Rhônearmen herkommenden Kanäle sind dann an ihrer Mündung in die Etangs oft durch meterhohe Muschel-Barrieren versetzt, die mehrmals im Jahr weggeräumt werden müssen. Die ausnehmend hohe Mortalität bei temporärer Übersalzung, Überhitzung, Austrocknung oder Vereisung, welche hauptsächlich die noch nicht adulten Individuen betrifft, kann nur — wie schon gezeigt wurde — eine ungewöhnlich günstige Fortpflanzungsquote ausgleichen. Die von ornithologischer Seite aufgestellte Behauptung, daß es im Vaccarès keine lebenden Herzmuscheln gäbe, mutet — wie bereits Hertzog (1935) hervorhebt — angesichts der Myriaden von Schalen seltsam an. Es bliebe dann ja immer die Frage offen, woher diese Muscheln denn wohl stammen sollten.

3 *Paludestrina (=Hydrobia)*-Arten leben — wie schon gesagt — ebenfalls in den Lagunen. Da die meisten Bythinelliden (=Hydrobiiden im engeren Sinne, nach Ehrmann) Süßwasserarten, und nur relativ wenige Brackwasser-Bewohner sind, dürften sie sich an dieses erst sekundär angepaßt haben. Solche Brackwasser-Schnecken finden sich in den Lagunen und salzigen Sümpfen; ihre Hauptentwicklung entfalten sie — besonders mit *Paludestrina acuta* — in den seichten Verbindungsgräben, die von den südlichsten Etangs zum Meer hinleiten. Offenbar sagt den Tieren das Gemisch frischen Seewassers mit dem der Lagunen am meisten zu. Tatsächlich kann durch diese Mischung auch niemals eine so extreme Übersalzung eintreten, wie in den gegen das Meer abgedeichten nördlicheren Lagunen. In Küstennähe überziehen die winzig kleinen Deckelschnecken

(Größe 3,5—5 mm) als eine ununterbrochene schwarze Schicht weithin den Grund der Gewässer. Jaeckel (1952) gibt für die Schlickflächen der Nordsee an, daß die dort am häufigsten vorkommende Wattschnecke *Hydrobia (Paludestrina) ulvae* (Größe 4—5—10 mm) in einer Höchstmenge von 33—37 Exemplaren pro 25 qcm festgestellt wurde. Eine Auszählung der auf dieselbe Fläche treffenden lebenden Exemplare von *Paludestrina acuta* ergab am 19. V. 53 in einem flachen Graben beim Leuchtturm de Farman streckenweise mindestens 130 Stück.

In sehr heißen Sommern werden am vollständig ausgetrockneten Lagunenstrand lebende Exemplare dieser Art bis 40 cm tief in den Gängen von *Nereis* aufgefunden (vgl. auch unter Insekten). Nach Deleurance (1944) flottieren manchmal große Mengen dieser Schnecken planktontisch in den Lagunen, was er als Mittel zur Verbreitung ansieht. Schwarz (1929) konnte dasselbe in der Nordsee beobachten.

Die Massen abgestorbener Konchylien weniger Arten in den Salzgewässern der Camargue sind es, die nicht zuletzt dazu beitragen, dem Grundschlamm zeitweise fast den Charakter eines Nährbreis zu geben. Besonders in der heißen Jahreszeit, während der das Wasser stark verdunstet, und die Mollusken, Kleinkrebse sowie die tierischen und pflanzlichen Mikroorganismen abzusterben beginnen, ist der Gehalt des Schlammes an organischen Bestandteilen nach Madon (1932) und Gallet (1949) sehr hoch, nämlich 6—8%. Die steigende Salzkonzentration trägt gleichsam zur Konservierung dieser animalischen und vegetabilischen Reste bei. Man kann geradezu sagen, daß die Flamingos sich dann von Schlamm ernähren, den sie vermittels ihrer Lamellenschnäbel filtrierend durchseihen, bis nur der Sand übrig bleibt.

Land-Mollusken

Auch die Landschnecken der Camargue unterliegen der gleichen Arten-Verarmung, die so gut wie die ganze niedere Tierwelt des Gebiets betroffen hat.

Den terrestrischen Mollusken wurde in der vorliegenden Arbeit besondere Aufmerksamkeit gewidmet, ohne dabei allerdings faunistische Vollzähligkeit erzielen zu wollen. Dazu hätte auch die zur Verfügung stehende Beobachtungszeit längst nicht ausgereicht. Beabsichtigt ist vielmehr, am Beispiel weniger, aber charakteristischer Arten vor allem wiederum die ökologischen Besonderheiten aufzuzeigen, welche die geschilderten Umweltsfaktoren bedingen.

Immerhin deutet ein Vergleich mit den — sehr spärlichen — in der Literatur sich findenden speziellen Angaben über die Landschnecken der Camargue darauf hin, daß die wesentlichen in Frage kommenden Formen berücksichtigt sein dürften. Ebenso enthält eine im Naturhistorischen Museum zu Basel aufbewahrte, von *L. Hoffmann* stammende Schnecken-Sammlung aus der Camargue nur wenige Arten, die bei den Untersuchungen für die vorliegende Arbeit nicht aufgefunden wurden.

In einer älteren Veröffentlichung (Lucas, 1913/15) werden 33 Schnecken, davon 27 Landformen, genannt, die der Autor im Geniste der Großen Rhône bei Salin de Giraud in der südlichen Camargue sammelte. Natürlich geht daraus nicht hervor, welche dieser Arten die Ufer der Mündungs-

arme auch lebend bewohnen. Verfasser gibt nur an, daß von ihnen 22 Arten im Tal der Rhône häufig seien, während sie in der Camargue selbst nicht vorkämen. Dieselben sind jedoch nicht spezifiziert.

Paulus (1942) führt in seiner Arbeit über die Molluskenfauna des Mündungsgebiets der Kleinen Rhône überhaupt nur 5 terrestrische Formen an. Allerdings sind das lediglich solche Arten, die in mehreren Exemplaren aufgefunden wurden, während die nur in einem Stück beobachteten unerwähnt bleiben.

Nun weisen aber die von feuchten Auwäldern eingesäumten Rhônearme vornehmlich mehr oder weniger hygrophile Schnecken auf, die in der eigentlichen Camargue selbst nirgends zu finden sind. So wurden z. B. *Helix (Helicogena) melanostoma, Cepaea nemoralis, Helicodonta obvoluta, Fruticicola hispida, Fruticicola sericea, Theba carthusiana, Helicella (Xerotricha) (=Candidula) conspurcata, Helicella apicina,* welche in den beiden vorgenannten Listen nicht erscheinen, von mir noch am Rand der Rhône-Auwälder vereinzelt angetroffen, nirgends aber sonstwo im Delta-Gebiet. (Dagegen stammen Basler Stücke von *Theba carthusiana* von Sumpfrändern inmitten der Basse (Le Pèbre) und Haute Camargue (Marais de St. Seren)).

Cyclostoma (=Pomatias) elegans konnte ich weder an den Stromarmen noch in der Camargue selbst finden, obwohl sie als ziemlich „xerophil" gilt und von beiden Autoren genannt wird.

In der Tat sind ja die feuchten Uferwaldungen an den Mündungsarmen nichts anderes als eine bis zum Meer vorgetriebene Verlängerung der Biotope zu Seiten des ungeteilten Stroms nördlich des Deltas. Es versteht sich von selbst, daß die beiden Hauptarme der Rhône die primären Leitlinien gewesen sein müssen, längs derer die Einwanderung der Landmollusken in das Alluvial-Delta erfolgt ist. Viele ihrer Faunen-Elemente vermochten und vermögen jedoch unter den Lebensbedingungen der Camargue selbst nicht mehr zu existieren und fehlen ihr daher vollständig; so die allermeisten der mit rund 117 „guten Arten" bei Caziot (1894) für die Gegend von Avignon angeführten Landschnecken oder der von Berner (1941) aufgezählten 75 Formen aus der Umgebung von Marseille. Die höhere Artenzahl der ersteren Region gegenüber der letzteren erklärt sich aus dem gerade dort lokalisierten Zusammentreffen mediterraner und alpiner, bzw. subalpiner Faunen-Elemente. Sie erreichen hier zum Teil die nördliche, bzw. südliche und westliche Grenze ihrer Verbreitung.

Ganz besonders auffällig wird der Wechsel im Faunenbild, wenn man die häufigsten und markantesten Schneckenarten der Alpilles (Chaîne des Cordes; Montmajour; Les Baux), der letzten Ausläufer der Südwestalpen, zum Vergleich mit herbeizieht. Ihre äußersten Kalkfelsen-Riffe, die von den charakteristischen mediterranen Pflanzen-Formationen der Garrigue und Macchie bedeckt sind, überragen das ebene Schwemmland der Rhône, an das sie knapp östlich von Arles unmittelbar heranreichen.

Von 8 sehr typischen und häufigen Schnecken der Alpilles treten nur 2 regelmäßig und zahlreich auch in der Camargue auf: *Leucochroa candidissima* und *Eobania vermiculata. Helix (Cryptomphalus) aspersa* wurde hier ausschließlich in den Gemüseanpflanzungen bei den menschlichen Ansiedlungen der „Kulturoasen" aufgefunden. Sicherlich ist sie hierher nur eingeschleppt worden, vielleicht auch absichtlich eingebürgert, da sie in Frankreich als Nahrungsmittel geschätzt wird. Übrigens finden sich ebenso ausschließlich in den Gemüsegärten Nacktschnecken der Art *Agrolimax (=Deroceras) agrestis. Helix melanostoma* und *Cyclostoma elegans* beschränken sich — wie schon gesagt — im Rhône-Delta auf die Auwälder der Stromarme; beide sind aber auch dort selten.

Die restlichen 3 Arten: die schöne, große *Zonites algirus, Rumina decollata* und *Chondrina (Solatopupa) similis* scheinen im ganzen Rhône-Delta vollständig zu fehlen. Die beiden ersteren Arten sind sonst in der ganzen Provence ubiquitär; die letztgenannte Art ist zwar sehr „xerophil", dabei aber ausschließlich an Felsen gebunden und daher für die Camargue a priori nicht zu erwarten.

Von ausgesprochen hygrophilen Arten ist wohl nur *Succinea elegans*, die man als fast amphibisch bezeichnen kann, überall in und an den Wasserläufen oder Süßwassersümpfen inmitten der Camargue häufig zu finden, wo sie an den Sumpfpflanzen lebt. Durch ihre absolute Bindung ans Wasser konnte diese Landschnecke ohne weiteres auch in das Trockengebiet selbst eindringen. Im übrigen ist diese Art in ihrem Gesamtvorkommen auf den mediterranen Teil Südfrankreichs (einschl. Korsika) beschränkt; nach Norden reicht sie im Rhônetal bis in die Gegend von Avignon.

Die typischen Leitformen unter den Landmollusken der Camargue gehören fast alle zu den „xerophilen" Helicinen und Helicellinen; die Leucochroiden werden durch eine Art repräsentiert. Es sind ausnahmslos mediterrane, zu einem Großteil circummediterrane Formen.

So gut wie überall in der Literatur wird der Terminus „xerophil" für die Charaktertiere und -pflanzen xerothermer Biotope angewandt. Schon Dahl (1921/23) äußerte Zweifel an der Richtigkeit dieser Bezeichnung. Denn es ist wirklich schwer zu entscheiden, ob in solchen Lebensräumen die Trockenheit oder aber die Wärme der maßgebende Faktor ist. Tatsächlich ist der Terminus „xerophil", auf die Mollusken angewandt, irreführend und mißverständlich (vgl. auch Ehrmann und Jaeckel, 1953). Es gibt streng genommen keine „xerophilen" Schnecken, sondern nur solche, die Wärme vertragen oder sogar lieben, also „thermophile". Schnecken können sogar ein Bedürfnis nach Sonnenbestrahlung haben und dann nach Dahl „heliophil" sein.

Alle Landschnecken brauchen jedoch Feuchtigkeit; ohne ein Minimum an Luftfeuchte können sie nicht leben.

Es ist mithin bei diesen Bewohnern xerothermer Biotope nicht die Trockenheit, sondern die Wärme, die sie suchen. Sie können dabei u. U. ein großes Maß von Trockenheit in Kauf nehmen, zumal sie sich vor ihr wirksam zu schützen vermögen.

Die meisten der wenigen Arten, die in der Camargue in Massen vorkommen, sind nun in ganz auffälliger Weise an das Wasser gebunden. Zu Beginn meines Aufenthaltes im Rhône-Delta (Ende April) waren lebende Schnecken kaum zu finden, worauf mich sogleich auch die Einwohner aufmerksam machten. Erst einige Tage später erschienen die ersten Mollusken und sodann sehr schnell immer mehr. Allerdings nur längs der Gräben, Kanäle und Sümpfe zeigten sich zunächst Landschnecken.

Es war in erster Linie die wohl in der Camargue überhaupt am häufigsten auftretende und prädominierende *Euparypha pisana*. Zuerst im Frühjahr erschienen überwiegend Jugendstadien dieser Schnecke; adulte Stücke sind zu dieser Zeit viel seltener. *Euparypha pisana* wird übrigens erst nach 2 Jahren fortpflanzungsreif; die gegenüber den gewölbten adulten Stücken plan geformten jungen Schnecken wurden lange Zeit als eine besondere Art, *Helix catocyphia* Bourg., angesehen.

Nach Schilder (1953) variieren die erblichen Merkmale zu einem großen Teile unabhängig voneinander und können teilweise vielleicht auch durch lokale Umwelteinflüsse modifiziert werden. Dadurch folgen örtliche Populationen (von *Cepaea*-Arten) mit denselben Merkmals-Kombinationen erst in größerer räumlicher Entfernung aufeinander. Die Folge ist ein mosaikartiges Erscheinungsbild. Dasselbe zeigen sehr deutlich auch die Populationen der in Einfarbigkeit oder Zeichnung mit dunkler Bänderung, Strichelung oder Makeln sehr variablen *Euparypha pisana*. Auf engstem Raum wirken diese oft überraschend einheitlich, auf größere Strecken hin weichen sie jedoch stark voneinander ab.

Die in ähnlicher Weise wie *Euparypha pisana* Kolonien bildende *Helicella (Cernuella) maritima* tritt der ersteren gegenüber stark zurück. Hier und da sind diese Schnecken im Rhône-Delta zwar häufig zu finden; stets aber waren ihre Kolonien doch bedeutend individuenärmer. Nach Germain, Berner (1941) und Paulus (1942) ist *Helicella maritima* eine spezielle Litoral-Form, ziemlich häufig in der Gegend von Marseille und im Überfluß an der Mündung des Petit Rhône vorhanden.

Helicella (Cernuella) variabilis ist nach Daten von Basler Stücken am Vaccarès an Salicornien gefunden worden; *Helicella (Cernuella) ambielina* massenhaft in der Haute Camargue. Die nach Germain im ganzen Süden Frankreichs häufige erstgenannte Art soll aber fast nur auf Kalkboden vorkommen. Paulus (1942) erwähnt sie nicht von der Kleinen Rhône-Mündung. Auch *Helix ambielina* ist hier nicht erwähnt und ebensowenig im Verzeichnis der Mollusken von Marseille, soll aber nach Germain ebenfalls überall im Süden häufig sein.

Die einige Tage nach *Euparypha pisana* erscheinenden Helicellen und Cochlicellen waren ebenfalls zu einem Großteil junge Stücke. Es ist aus diesem Grunde bei den letztgenannten beiden Gruppen die Artzusammensetzung nicht immer mit Sicherheit zu bestimmen. Denn die Jugendstadien der einzelnen species sind notorisch präzise nicht zu unterscheiden. Immerhin kann aber ausgesagt werden, daß bei weitem das Gros dieser Populationen zu den beiden Arten *Helicella (Trochoidea) conica* und *Cochlicella ventricosa* gehört. Außerdem dürften hierbei auch gelegentlich Jugendstadien von *Cochlicella acuta* und vielleicht von *Helicella (Trochoidea) elegans* vorhanden gewesen sein. Denn adulte Stücke der ersteren Art wurden einige Male beim Durchsieben von *Cardium*-„Dünen" (vgl. S. 35) am Vaccarès gefunden. Die Basler Sammlung enthält von beiden Formen Belegstücke: von der erstgenannten aus der Haute, von der letzteren aus der Zentral-Camargue. Nach Paulus (1942) ist *Cochlicella acuta* auch an der Mündung der Kleinen Rhône ebenso häufig wie laut Berner (1941) in der ganzen Region von Marseille, dagegen *Helicella elegans* im ganzen Departement Bouches-du-Rhône und bei Marseille (Germain, 1930; Berner) ausgesprochen selten.

Sehr schnell bedeckt sich sodann im Lauf des Mai die Ufervegetation der Wasserläufe und Sümpfe mit den charakteristischen Arten. Von Anfang an war ein gewisser Zusammenhalt in mehr oder weniger lockeren Gesellschaften festzustellen. Die Schnecken verteilen sich an *Scirpus, Juncus,* Riedgräsern, Schilf, *Suaeda, Artemisia,* jungen Tamariskenbüschen usw., überschreiten dabei aber kaum eine Höhe von 50 cm. *Euparypha pisana* bleibt immer für sich, während die Helicellen und Cochlicellen mitunter durcheinander gemischt, manchmal ebenfalls artenweise getrennt sind.

Erst nach und nach strahlen die Schnecken-Scharen auch in die nähere Umgebung aus und gehen bis zu einem gewissen Grade sogar auf die Salicornia-Formation über. Stets aber bleiben die Ränder der Gewässer Ausgangs- und Konzentrationspunkte.

Die im Niveau ihre ebene Umgebung überragenden Ufer der Gräben und Kanäle stellen wohl auch einen nicht geringen Schutz, besonders für die im Boden überwinternden Schnecken, gegen die weitreichenden Inundationen dar.

Genauso wie die primären Mündungsarme war sekundär das Netz natürlicher oder künstlicher Wasserläufe innerhalb des Deltas der Weg der Ausbreitung von terrestrischen wie aquatischen Mollusken im alluvialen Schwemmland. Ein erheblicher Teil der Landmollusken zeigt heute noch mehr oder weniger jene ursprüngliche Bindung; ein anderer, von dem noch zu sprechen sein wird, ist aber in noch vollkommenerer Anpassung an die extremen Lebensbedingungen weit in die Salicornieta hinausgedrungen und fast ausschließlich dort zu finden.

Die aus den vorgenommenen mikroklimatischen Messungen gewonnenen Resultate (vgl. S. 19) beweisen, daß die Mollusken-Konzentration am Rande der Gewässer keine zufällige ist. Denn die Vergleichswerte, die sich aus den Standorten inmitten der Salicornia-Steppen ergaben, zeigen, daß der Grad der relativen und absoluten Feuchtigkeit an den erstgenannten Biotopen größer ist. Ebendiese Werte sind in Wassernähe am größten in einer Höhe von 10—30 cm über dem Boden. Gerade in dieser Höhe halten sich die vergesellschafteten Landschnecken so gut wie ausschließlich auf.

Im Gegensatz zu den von Mazek-Fiala (1941) untersuchten Heideschnecken *(Helicella obvia)*, die keinerlei besondere Wahl des Aufenthaltsortes erkennen ließen, ist eine solche bei den besprochenen Schnecken in der Camargue sehr wohl festzustellen. Auch dort nämlich, wo an höherwüchsiger Vegetation kein Mangel ist, halten sie streng die erwähnte, offenbar für sie optimale Entfernung vom Erdboden ein. Dagegen konnte ebensowenig wie von dem genannten Autor in der Camargue auch zur Zeit der stärksten Sonneneinstrahlung dieser gegenüber eine bestimmte Exposition der Gehäuseteile konstatiert werden; die Schnecken nehmen vielmehr jede denkbare Lage ein.

Wie auch Mazek-Fiala betont, sind alle xerothermen Biotope, was Temperatur und Feuchtigkeit anbetrifft, viel extremer als feuchte; ihre Tierwelt ist also größeren Klimaspannen unterworfen. Es gibt jedoch gerade an xerothermen Örtlichkeiten erhebliche mikroklimatische Unterschiede auf kleinstem Raum. Infolgedessen stehen den Tieren hier weit mehr als an feuchten Orten Ausweichmöglichkeiten für ein Aufsuchen der für ihre Lebensfunktionen günstigsten Stellen zur Verfügung. Genau das besagen die dargelegten Tatsachen über die lokalen Verhältnisse in der Camargue.

Zwar steigt bei Annäherung an den Boden infolge zunehmender Intensität der Rückstrahlung die Temperatur und damit auch die Körpertemperatur poikilothermer Tiere. Offenbar wird das aber durch die zunehmende Feuchtigkeit mehr als aufgewogen. Es darf vor allem der wichtige Umstand nicht übersehen werden, daß in Bodennähe die austrocknende Luftströmung, der Wind, merklich abgeschwächt wird, besonders auf pflanzenbestandenem Gelände. Der Wärme- und Strahlungsschutz, den alle „xerophilen" Schnecken mehr oder weniger besitzen, sorgt in jedem Fall dafür, daß die erträgliche Temperatur-Grenze nicht überschritten wird; ihre hellen, dicken, mit feinsten Luftkammern durchsetzten Gehäuse reflektieren ihrerseits die Sonnenstrahlung.

Es ist also nicht so sehr wegen der drohenden Überhitzung eine besondere Auswahl des „Ansatzortes" notwendig, als vielmehr aus Gründen des zu vermeidenden Feuchtigkeitsverlustes. Die Wahl von mikroklimatischen Örtlichkeiten, an denen Temperatur, Luftfeuchtigkeit und eigene Feuchtigkeitsabgabe als Faktoren im optimalen Verhältnis zueinander stehen, ist für die Landmollusken ausschlaggebend.

Das auffälligste Phänomen, das sich bei den besprochenen Landschnecken-Arten beobachten läßt, ist die Trockenstarre, in die sie zeitweilig verfallen. Man findet dann die außerordentlich charakteristischen Zusammenballungen zahlreicher Individuen überall in der Camargue.

Auch bei uns kommen ja mitunter ähnliche Anhäufungen von Heideschnecken, z. B. von *Helicella ericetorum,* vor. Aber im Mittelmeergebiet sind solche Akkumulationen unvergleichlich viel zahl- und individuenreicher.

Die Schnecken als feuchtigkeitsliebende Tiere suchen sich im allgemeinen in der Erde vor Hitze und Austrocknung zu schützen. In ausgesprochenen Trockengebieten, also in Biotopen mit extremen Lebensbedingungen, wie man sie in allen Mittelmeerländern, besonders auch in den Wüstensteppen Nordafrikas findet, werden aber die Erdschichten meist viel mehr erwärmt als die über ihnen lagernden Luftschichten. Daher massieren sich hier die in Trockenstarre an Pflanzenteilen zusammengeballten Schnecken in einer Höhe von 20—40 cm über dem Boden, wo sie am wenigsten der Austrocknung und übermäßiger Erhitzung ausgesetzt sind.

Im Zustand lethargischer Trockenstarre können Schnecken bei größter Einschränkung aller Lebensfunktionen jahrelang verharren. Gerade *Euparypha pisana* wird ganz allgemein als eines der bekanntesten Beispiele für Trockenstarre-Anhäufungen genannt, besonders aus Südspanien und Algerien von Haas (1929 und 1931). Nach Mazek-Fiala (1934) ist am Strand von Beirut die Trockenstarre von *Euparypha pisana* insofern modifiziert, als hier die Schnecken tagsüber in großen Mengen im heißen Sand liegen und dabei die mit einem sehr starken Kalk-Diaphragma (sonst als Epiphragma bezeichnet) verschlossenen Gehäuse-Öffnungen nach oben richten. Beim nächtlichen Umherkriechen der nahrungssuchenden Schnecken würden diese Diaphragmen — wie der Autor meint — resorbiert. Meiner Meinung nach darf das aber keineswegs so aufgefaßt werden, daß die Tiere einen so starken Kalkdeckel jeweils nur für einen Tag bilden, ihn am Abend resorbieren und morgens wieder erzeugen. Das wäre wohl physiologisch unmöglich. Es dürften vielmehr — nach den Erfahrungen in der Camargue — längere Ruhe- und Aktivitätsperioden miteinander abwechseln.

Die wirksamsten Umweltsfaktoren für die „xerophilen" Schnecken sind nach Mazek-Fiala die starke Sonnenbestrahlung und die Trockenheit. Er meint, daß Verschlußhäute, die nur aus Schleim ohne oder mit Spuren von Kalkeinlagerung bestehen, ebenso die Wasserverdunstung herabsetzen wie die dicken Kalkdeckel. Er sieht daher in deren periodischer Ausbildung nur eine Reaktion auf übermäßig starke Sonnenbestrahlung. Bei keiner „xerophilen" Art kämen so starke Diaphragmen vor wie bei *pisana.* Mazek-Fiala ist jedoch im Irrtum, wenn er annimmt, daß *Euparypha pisana* stets nur starke Kalkdeckel ausbilde. Das scheint vielmehr nur ausnahmsweise der Fall zu sein. Er stellt die Art in Vergleich mit *Helix virgata,* die in Trockenstarre frei an Pflanzen sitzt (Lykabettos bei Athen) und ebenfalls Kalkdeckel produziere. Deren Leben gehe unter ständiger

Trockenheit und Hitze vor sich, während die erstere Art diesen Einwirkungen nur tagsüber ausgesetzt sei (nachts ist es am Meerestrand dagegen feucht). Dementsprechend seien die Mantel-Drüsen, die die Verschlüsse bilden, bei *virgata* sehr in die Tiefe verlagert. Ebenso liege das Verhältnis zwischen *pisana* und den in Syrien frei an Pflanzen lebenden „xerophilen" Schnecken.

Nun scheint aber das geschilderte Vorkommen von *Euparypha pisana* im vegetationslosen Sand des Meeresstrandes (wo sich die Schnecken von ans Land gespülten Früchten und anderen Abfällen ernähren) ein lokaler Ausnahmefall zu sein. Denn die Lebensweise der Art ist sonst ganz dieselbe, wie sie für *Helicella virgata* geschildert wird. Man findet *pisana* überall in aufgelockerten oder zusammengeballten Verbänden an nicht zu hohen Kräutern, Stauden oder an Ried- und anderen Gräsern. So auch in der Camargue; niemals wurde sie dort direkt am Meeresstrand angetroffen, jedoch bereits in den mit Vegetation bewachsenen Stranddünen und ebenso auf den Binnendünen der bois des rièges. Auch bei den dichtesten Zusammenballungen von Hunderten von Stücken auf einer Pflanze konnten niemals Epiphragmen konstatiert werden; die Schnecken sind durchweg nur mit Häutchen von ausgeschiedenem und erstarrtem Schleim fixiert, sowohl an den Pflanzen wie auch aneinander. Genau dasselbe wird aus Südspanien und Nordafrika berichtet (Haas, 1929; 1931).

Dagegen trifft es durchaus zu, daß diese Fixierungshäute zugleich eine vollkommen ausreichende Schutz-Sekretion darstellen, um die Wasserverdunstung des Schneckenkörpers einzuschränken und in erträglichen Grenzen zu halten.

Es ist nun sehr bemerkenswert, daß überall in der Literatur immer nur die Wärme für die Trockenheit verantwortlich gemacht wird. Man spricht zwar stets nur von „Trockenstarre"; das geschieht aber vor allem deswegen, weil (nach Tischler, 1949) die „Wärmestarre" stets tödlich verläuft, dieser irreversible Vorgang also mit der vorübergehenden Trockenstarre nicht verwechselt werden darf.

Zweifellos wird an den meisten xerothermen Biotopen die Trockenstarre primär durch Hitze mit darauffolgender Austrocknung bedingt sein. Auch in der Camargue wird es sich in dieser Beziehung während der glutheißen Sommerzeit nicht anders verhalten.

Es bleibt nun aber doch festzustellen, daß keineswegs immer nur die Hitze das auslösende Moment für das Eintreten in die Trockenstarre bei den Mollusken sein muß.

Das trifft voll und ganz für die Frühlingsmonate in der Camargue zu. In dieser Zeit gemäßigter Temperaturen ist nämlich ohne Zweifel wiederum der Wind, in der Form des Mistrals, der Hauptfaktor, der — wie bereits geschildert — im Großen und auch hier im Kleinen die biotischen Vorgänge grundlegend beeinflußt.

Die nachfolgenden Beobachtungen mögen dafür den Beweis erbringen: Am 6. V. konnte während des Aufenthaltes in der Camargue erstmals die beginnende Zusammenballung von *Euparypha pisana* zur Trockenstarre konstatiert werden. Am Nachmittag des 5. Mai hatte aber erstmals starker Mistral eingesetzt, der bis zum 11. Mai anhielt. Am 8. Mai waren die Massenanhäufungen an vielen Orten noch dichter geworden. Die angeklebt fixierten Euparyphen sitzen mit besonderer Vorliebe an völlig vertrockneten Stauden, z. B. Distel. *Haas* berichtete, daß sie in Südspanien Kakteen (Opuntien) bevorzugen, und meint, daß deren Stacheln einen zusätzlichen Schutz bedeuten könnten. Wahrscheinlicher ist wohl, daß die Fixierung an bestachelten Pflanzen, wie Disteln und Kakteen, leichter und schneller zustande kommen dürfte. Auffallend bleibt immer, wie die Schnecken sich auf irgendeiner Pflanze zusammenziehen, während die benachbarte vollkommen frei von ihnen gelassen wird.



Abb. 6. *Euparypha pisana in Trockenstarre*

Am 11. V. wurden auf einem jungen Tamariskenbusch von etwa 60 cm Höhe über 200 Stück gezählt; auf einem *Juncus acutus*-Büschel von 40 cm Höhe rund 70 Stück. Eine vertrocknete Staude von 25 cm Höhe trug in ihrem unteren Teil 180 größere und 20 kleinere Euparyphen; über ihnen saßen untereinander gemengt 54 Cochlicellen und Helicellen, von der erstgenannten Art streng getrennt. (Nach Haas wurden in Algerien an einem Stengel 314 Stück von *Euparypha pisana* gezählt.)

Die Schnecken sind vollkommen zu Klumpen ineinander verbacken, was den höchsten Grad der Trockenstarre bedeutet. Es läßt sich schwer entscheiden, ob und inwieweit diese innige Vereinigung der Einzelindividuen einen erhöhten Schutz gegen Verdunstung bilden könnte, etwa durch gemeinsam ausgeschiedene, dickere Sekretionsschichten. Eher dürfte darin nur ein bei vorübergehender Verschlechterung der Lebensbedingungen engeres, quasi soziales Zusammenhalten zu erblicken sein, wie man es ja bei vielen Tieren, auch poikilothermen, während der Winterstarre kennt.

Am 11. 5. war also nach tagelangem Mistral wohl so ziemlich der Höhepunkt der Zusammenballungen erreicht. An diesem Tage aber betrug das Temperatur-Maximum 19,8^{0}, das Minimum nur 7,4^{0}; Wärmegrade also, die unter gar keinen Umständen das Phänomen der Trockenstarre herbeiführen könnten und würden.

Starker Wind kühlt zwar ab, trocknet aber auch sehr intensiv aus. Es liegt daher auf der Hand, daß der Mistral-Sturm von größtem Einfluß auf die Lebensäußerungen der Landmollusken sein muß. Er allein ist mithin die Veranlassung für die Trockenstarre, in welche die Schnecken-Populationen alsbald verfallen, solange er weht.

Durch Farbmarkierungen und nächtliche Kontrolle konnte an diesen Standorten weiterhin festgestellt werden, daß die Schnecken-Akkumulationen auch während der Nacht unverändert zusammenhielten. Das war auch zu erwarten, denn der austrocknende Wind weht ja auch die Nacht über.

Eine zweite heftige Mistral-Periode begann am 27. 5. und flaute gegen Ende des Monats ab. Auch in diesem Zeitraum teilweise äußerst starken Sturmes und kühler Temperaturen erschienen — diesmal im äußersten Süden der Camargue beobachtet — sogleich wieder die massenhaften Schnecken-Anhäufungen in ganz derselben Art und Weise. Sie konnten sowohl längs der Wassergräben in der Nähe der Meeresküste, als auch am westlichen Abhang des großen Rhônedamms, also an der Grenze zwischen dem Auwald und den Salicornia-Steppen, festgestellt werden.

Am Ende der jeweiligen Mistral-Periode lösen sich die Zusamenballungen rasch wieder auf; besonders beschleunigt wurde dieser Vorgang Ende Mai durch einsetzenden Regen.

Bestimmte mit Farbe markierte Individuen dieser Trockenstarre-Akkumulationen von *Euparypha pisana* konnten am 3. 6. in einem Umkreis von höchstens 2—2,5 m vom ursprünglichen Standort entfernt wieder aufgefunden werden, inmitten der nun wiederum ganz aufgelockerten und sichtlich aktiven Populationen.

Es gibt hier also ausgesprochene S c h n e c k e n - G e s e l l s c h a f t e n. Nach Kühnelt (1944) ist die Übereinstimmung (= Gleichförmigkeit) von Tiergesellschaften um so größer, je extremer die Lebensbedingungen sind. Tatsächlich ist eine solche Übereinstimmung in der ganzen Camargue festzustellen, wo sich an den genannten Örtlichkeiten immer und immer wieder die besprochenen wenigen Arten mit gleicher Lebensweise beieinander finden.

Man kann hier also sehr wohl von lokal beschränkten, zwar artenarmen, aber doch eine charakteristische Kombination bildenden Assoziationen sprechen.

Ebenso deutlich wird die Bindung an bestimmte Pflanzen-Formationen, nämlich die sich von den dominierenden halophilen Salicornieten scharf abgrenzende Ufer-Vegetation der Gewässer, im weiteren Sinne überhaupt an die halophoben bis schwach halophilen Pflanzengesellschaften der Camargue, soweit sie in xerothermen Biotopen gelegen sind. Immer aber bleibt die spezifische Trennung von *Euparypha pisana* auch auf derselben Pflanze auffällig; sie ist nie mit den Helicellen und Cochlicellen untermischt, während diese selbst oft in buntem Durcheinander, besonders auf Binsen, gefunden werden. Trotzdem ist es durchaus berechtigt, von „Gesellschaften" zu sprechen. Berner (1941) bestreitet das, weil die (meist) strenge spezifische Trennung „xerophiler" Schnecken in denselben Biotopen die Zwischenanziehung eines „sozialen Phänomens" vermissen lasse. Dieses Kriterium scheint jedoch keinesfalls immer erforderlich, um die Bezeichnung „Assoziation" zu rechtfertigen; es dürfte — im Gegenteil — nur recht selten in Erscheinung treten.

Diese Landmollusken-Gesellschaften werden auch sicherlich nicht nur als direkte Nutznießer der Pflanzen-Assoziationen, die sie so sichtbar bevorzugen, angesehen werden können. Die Hauptgründe für diese Bindung sind vielmehr in den örtlichen mikroklimatischen Verhältnissen zu suchen, unter denen die betreffenden Pflanzen gedeihen, und von denen bereits die Rede war.

Die besondere Verarmung und Erscheinungsform auch der Pflanzenwelt hat eine Arten-Kombination in solchen Klein-Gesellschaften von Mollusken zur Folge, der man anderswo in nicht so extremen, ökologisch „breiteren" Biotopen kaum in der gleichen scharfen Ausprägung wieder begegnen dürfte.

Es sind in der Camargue eben auch die Tier-Gesellschaften verarmt; ja, es können gewisse, durch bestimmte Pflanzen-Formationen gekennzeichnete Biotope überhaupt nur von e i n e r charakteristischen Art einer bestimmten Tiergruppe beherrscht sein.

So ist die Schnecke *Eobania vermiculata* im Bereich des Rhône-Deltas zwar auch an den Rändern der Wassergräben, hauptsächlich jedoch in den Salicornieten zu finden, wo sie sich aber fast ganz auf das Salicornietum fruticosae, also das salzärmere Areal, zu beschränken scheint. In der Zeit meiner Beobachtungen waren jedoch die allermeisten dieser sehr zahlreichen Schnecken tote Schalen; nur verhältnismäßig wenige lebende, überwinterte Stücke. Es können dann an kaum wahrnehmbaren Geländesenken die leeren Gehäuse ein lokales Massenauftreten vortäuschen. Dieses Bild kann aber dadurch entstehen, daß Wasser und Wind während und besonders am Ende der Inundationen die leeren Schalen massenweise in Gelände-Vertiefungen zusammenschwemmen. Daß diese Art indessen in der

Camargue sehr stark vertreten ist, steht fest. Jüngere lebende Stücke fressen auch in Menge an allerlei Gemüse, z. B. Artischocken, zusammen mit *Helix aspersa*; wie die letztere ist auch *Eobania vermiculata* eßbar. Im übrigen lebt sie in Südfrankreich sonst überall in offenerem Gelände mit nicht zu dichter und hoher Vegetation, vor allem im Kulturland, oft auch unmittelbar am Meeresstrand; sie gilt als wenig heliophil, verbirgt sich gegen zu starke Sonneneinstrahlung in der Erde, kann aber offenbar dann auch hohe Temperaturen ertragen. Nach Germain (1930) und Berner (1941) liebt sie zwar die direkte Sonnenbestrahlung nicht, ist aber dennoch „xerophil".

Eine der interessantesten Landschnecken der Camargue ist zweifellos *Leucochroa candidissima*. Sie tritt nämlich gerade an den salzreichsten Stellen, in dem Salicornietum macrostachyae, auf. Die lokale Bindung an diese Pflanzen-Formation ist deshalb besonders auffällig, weil die dort in sehr großen Mengen vorkommende Schnecke ausgesprochen dominiert und außer ihr kaum noch andere Arten zu sehen sind.

Auch in der östlich unmittelbar an die Camargue grenzenden fast völlig vegetationslosen, wüstenartigen Steinebene La Crau soll *Leucochroa candidissima* zeitweise in Menge auftreten, wie ortsansässige Biologen berichten. Bei einer ganztägigen Exkursion in dieses Gebiet Anfang Juni konnten dort jedoch überhaupt keinerlei Mollusken festgestellt werden.

Leucochroa candidissima kann geradezu als Prototyp der „xerophilen", also thermo- bzw. heliophilen mediterranen Schnecken gelten. Schon ihr kalkweißes, überaus dickes und steinhart-unzerbrechliches Gehäuse zeigt den Habitus dieser Wärme-Tiere in der Vollendung. Sie ist die hellste Form unter allen europäischen Schnecken. Schon Caziot (1893/94) betont, daß sie, wie wenige andere, dazu geschaffen sei, der Hitze und dem Mistral Trotz zu bieten. In Frankreich ist diese circummediterrane Art ganz auf die Provence, und am Meer auf die Ölbaum-Zone beschränkt. In den Seealpen steigt sie bis zu 1000 m. Nach Caziot ist sie noch bei Avignon häufig, aber nur in den Gebirgszügen beiderseits des Stroms, während sie niemals in die Ebene an diesem herabsteige.

Außerhalb der Camargue ist *Leucochroa candidissima* ein typischer Felsenbewohner, der z. B. überall in den Alpilles, im lichten Gelände mit lockerem Pflanzenbewuchs, sich in großen Mengen, unbeweglich und voll der Sonnenbestrahlung exponiert, an den Felswänden und -blöcken findet; gerade so wie z. B. die kleine *Chondrina similis*. Während die letztere Art aber niemals an anderen Biotopen vorkommt, ist bei *Leucochroa candidissima* die Anpassungsfähigkeit an gänzlich anders gestaltetes ökologisches Milieu offensichtlich sehr erheblich. Denn es läßt sich kaum ein größerer ökologischer Gegensatz vorstellen als das Hausen an Felsen, wo offenbar Flechten die Hauptnahrung bilden, und das Leben in den salzigsten Küstensteppen. In den letzteren Biotopen findet man die Art an der Erde und auch an den Salicornia-Büschen. Tagsüber sitzen die Schnecken dort, mit Schleimverschlüssen und bei starker Hitze und Trockenheit auch mit

Epiphragmen versehen, unbeweglich, und erst in der Dämmerung und der kühleren Nacht werden sie aktiver. Dagegen kommt es nicht, wie bei den anderen Charakter-Arten der Camargue, zu Trockenstarre-Zusammenballungen, sondern die einzelnen Individuen bleiben stets mehr oder weniger für sich.

Ein Vergleich dieser Schnecken aus den Salzsteppen der Basse Camargue mit solchen aus dem Gebirge der Alpilles läßt auf den ersten Blick erkennen, daß die Stücke der erstgenannten Provenienz ganz erheblich größere Maße aufweisen als die letzteren. Der Unterschied ist so in die Augen fallend, daß er gar nicht übersehen werden kann.

Nach Rensch (1932), der die Größenverhältnisse mediterraner „xerophiler" Landschnecken einer genauen vergleichenden Betrachtung unterzog, ist bei *Leucochroa candidissima* eine fortschreitende, variationsstatistisch reale Vergrößerung der Schalen in der Fundort-Reihenfolge: Südfrankreich — Palästina — Algerien — Tunesien zu konstatieren.

Es lag nahe, dafür die zunehmende Wärme verantwortlich zu machen. Die Meinungen darüber, ob das zutrifft, gehen oder gingen jedoch erheblich auseinander.

Nach Taylor (1894) sind die sich widersprechenden Ansichten jedoch vereinbar, da die Größe der Schnecken sowohl oberhalb wie unterhalb eines Optimums der Temperatur und der jährlichen Niederschlagsmenge abnehme. Das wäre also derselbe Fall, wie wir ihn hinsichtlich der Salz-Konzentration für *Cardium* als wahrscheinlich angenommen haben.

Nach Lais (1925) kann jedoch das Optimum der Temperatur sehr verschieden liegen, je nachdem, ob es sich um wärmebedürftige oder thermophobe Arten handelt. Im ganzen betrachtet, ist für die thermophilen Schnecken die Temperatur, für die nicht thermophilen die Feuchtigkeit, in der Form der Regenmengen, der auschlaggebende Faktor. Die wärmebedürftigen Arten werden in heißeren Lebensräumen auch dann noch größer, wenn es bedeutend trockener ist als in den anderen von ihnen bewohnten Gebieten. Nur wenn die Niederschlagsmenge an und für sich gering ist, hat auch die Häufigkeit der Regentage und die Dauer einer absoluten Trockenzeit — nach Rensch — Bedeutung auch für die thermophilen Arten. So dürfte — demselben Autor zufolge — die geringe Größenzunahme von *Leucochroa candidissima* in Palästina gegenüber Südfrankreich, bzw. das Zurückbleiben in der Größe gegenüber den Stücken aus Algerien-Tunesien, auf die geringe durchschnittliche Jahresregenmenge (48,7—66,1 cm) und die geringe Zahl der durchschnittlichen Regentage pro anno (57,6) gegenüber Nordafrika (Niederschlagsmenge und Temperatur etwa dieselben; dagegen rund 105 Regentage in Algier) zurückzuführen sein.

Für die Camargue dürften diese Faktoren vergleichsweise ausscheiden, da — wie im Abschnitt über das Klima gezeigt werden konnte — die Regenmenge nicht besonders niedrig, wenn auch ziemlich konzentriert ist.

Die unbezweifelbare Größenzunahme der aus den Salzsteppen stammenden Stücke von *Leucochroa candidissima* gegenüber jenen aus den unmittelbar benachbarten Gebirgs-Biotopen, und darüber hinaus aus Südfrankreich überhaupt, kann nicht durch wechselnde Feuchtigkeitsverhältnisse, insbesondere die Regenmenge und Konzentration, erklärt werden. Denn die Gesamt-Menge der Niederschläge in der Camargue ist, wie gezeigt wurde, kaum geringer, nach den Durchschnittswerten von 4 Jahren zu schließen, sogar um ein Weniges größer als in den benachbarten Gebieten, und die vergleichsweise geringere Anzahl der Regentage (= größere Konzentration) kann dann auch keine Rolle spielen.

Es sind also offenbar die höheren Temperaturen in der Salzsteppe — seien sie großklimatisch oder mikroklimatisch bedingt —, die hier als direkte Umweltbeeinflussung für diese thermophilen Schnecken par excellence die zusagenderen Lebensbedingungen schaffen und die Größenzunahme bewirken.

Schon Caziot gibt übrigens interessanterweise an, daß die Schnecken dieser Art aus den Gebirgszügen beiderseits der Rhône „alle der größeren Varietät angehören"; d. h. also offenbar im Vergleich zu den südfranzösischen Populationen im allgemeinen. Nur am Nord - Abhang der Alpilles trete die kleinere Varietät auf.

Germain (1930) unterscheidet bei dieser Art eine Form *minor*, mit einer Gehäuse-Höhe von 9—10 mm und Durchmesser von 12—14 mm, während die Formen: *conoidea* und *tecta* eine Höhe von 15—16 mm und Durchmesser von 16—17 mm zeigen. Solche ganz allgemeinen Angaben sind aber kaum brauchbar. Es sei deshalb lediglich zum groben Vergleich angeführt, daß — ausweislich der noch folgenden Tabelle — die selbst gemessenen Stücke aus den Alpilles mit einer Höhe von 11,2—15,5 mm und einem Durchmesser von 13,6—18,7 mm in der ungefähren Größenordnung der Formen *conoidea* und *tecta* liegen; die aus der Camargue — Höhe 13,6 bis 17,6 mm, Durchmesser 16,0—21,5 mm — erheblich darüber.

Die von Rensch ermittelten Maße für südfranzösische Stücke (hauptsächlich aus der Gegend von Marseille) ergaben: Höhe 10,8—18,2 mm, Durchmesser 14,9—21,3 mm.

Es lag nun natürlich nahe, die offenbaren Größenunterschiede der Populationen von den Alpilles und aus der Camargue ebenfalls wirklich exakt variationsstatistisch nachzuprüfen und sie außerdem mit den von Rensch auf dieselbe Weise festgestellten Maßen zu vergleichen.

Nach den Resultaten der Tabelle III erweisen sich die errechneten Differenzen als variationsstatistisch signifikant. Der Unterschied zwischen den beiden geprüften Populationen ist mithin echt.

Besonders interessant ist, daß die Alpilles-Population derjenigen von Palästina außerordentlich ähnelt; viel mehr jedenfalls als der nächstbenachbarten aus der Camargue (zu vergleichen mit der Tabelle Rensch, 1932,

p. 765 ff.). Diese letztere selbst rangiert in der Größenordnung zwischen den Stücken aus den Alpilles sowie Palästina und den nordafrikanischen Schnecken.

(Tabelle III)

Leucochroa candidissima

1.

Höhe

	n	H in mm	$M \pm m$
I. Camargue	30	13.6—17.6	$M_1 = 15.53 \pm 0.218$
II. Alpilles	47	11.2—15.5	$M_2 = 13.23 \pm 0.162$

Durchmesser

	n	D in mm	$M \pm m$
I. Camargue	30	16.0—21.5	$M_1 = 18.27 \pm 0.219$
II. Alpilles	47	13.6—18.7	$M_2 = 16.29 \pm 0.158$

2.

Vergleich

	H		D	
Camargue	M_1—M_2	3^{σ} Diff.	M_1—M_2	3^{σ} Diff.
Alpilles	2.30	0.816	1.97	0.810

n = Zahl d. vermessenen Schalen; H = Höhe; D = Durchmesser; M = Mittelwert; m = mittlerer Fehler.

Es ist also keineswegs immer notwendig, geographisch sehr weit voneinander entfernte Großareale zu vergleichen, um echte Unterschiede zwischen den Populationen ein- und derselben Art zu finden. Solche sind vielmehr auch innerhalb eines relativ kleinen Biotops möglich, wenn er nur in ökologischer Hinsicht eine Sonderstellung einnimmt und dementsprechend von seiner Umgebung isoliert ist. Das aber gilt eben voll und ganz von der Camargue.

Die nachgewiesenen Größenunterschiede dürften indessen nicht erblich, sondern rein umweltbedingt sein. Dafür spricht z. B. auch sehr der Umstand, daß nach Locard (1892) von Algerien nach Frankreich importierte Stücke von *Leucochroa candidissima* bereits in der dritten Generation eine starke Reduktion der Schalenhöhe, bis zu 2 cm, aufwiesen.

Kaltenbach (1950) konnte bei derselben Art und nahe verwandten Formen auch in Nordafrika populationsweise, allerdings nicht variationsstatistisch unterbaute Größenunterschiede feststellen. Obwohl teils als ökologische, teils als geographische Rassen betrachtet, wurden doch beide Kategorien subspezifisch neu benannt.

Zusammenfassung:

Das Mündungsdelta der Rhône, die Camargue, stellt als alluviales Schwemmland einen abgeschlossenen und gegen seine Umgebung insulär abgegrenzten Groß-Biotop dar. Das Haupt-Charakteristikum dieses Lebensraumes ist seine biotische Verarmung. Diese findet bereits in der gleich-

förmigen Vegetation ihren Ausdruck. In der Fauna erstreckt sich die Arten-Verarmung vor allem auf die niedere Tierwelt, bis zu den Insekten einschließlich. Der geringen Artenzahl steht jedoch meist eine sehr große Individuenzahl derjenigen Formen gegenüber, denen die Anpassung an die besonderen Lebensverhältnisse gelungen ist.

Die biotische Sonderstellung des Rhône-Deltas ist geomorphologisch und geophysikalisch — im weitesten Sinne — bedingt. Den größten Einfluß auf die Gestaltung der lokalen Lebensverhältnisse haben folgende Faktoren:

1. Das Salz

Seine wechselnde und teilweise sehr hohe Konzentration zieht scharfe Grenzen für eine große Anzahl von Organismen, in erster Linie die wasserbewohnenden.

2. Das Großklima

ist in den Maxima und Minima der Temperaturen extremer als sonst in Südfrankreich und weist lokale Besonderheiten auf. Die ungehinderte Sonneneinstrahlung wirkt sich sowohl auf den dürftig bewachsenen Boden der Trockensteppen als auch auf die sehr seichten Salzlagunen aus.

Einen überragenden Einfluß nimmt der NW-Wind, der oft orkanartig auftretende Mistral, welcher sich auf der deckungslosen Mündungsinsel am stärksten auswirken kann.

Dieser Sturmwind steigert außerordentlich die Verdunstung, reißt alle Feuchtigkeit an sich, läßt weite Teile der Küstenebene durch Wasserabdrängung überfluten und in den Gewässern wie auch im Boden die Salzkonzentration sehr stark fluktuieren.

3. Das Mikroklima,

dessen Besonderheiten durch Messungen an den wichtigsten und gegensätzlichen Biotopen in großen Zügen erfaßt wurden.

Erhebliche kleinklimatische Unterschiede ergeben sich gerade an extrem xerothermen Örtlichkeiten auf kleinstem Raum. Es stehen hier der Tierwelt größere Ausweichmöglichkeiten zur Verfügung als in feuchten Biotopen.

Der Einfluß der im vorstehenden genannten Hauptfaktoren in biotischer Richtung wird im einzelnen erörtert.

Bei der Schilderung der Pflanzenwelt wird vor allem Wert auf die Darstellung der hier besonders distinkten Pflanzen-Assoziationen gelegt.

Die Tierwelt wird systematisch-faunistisch behandelt, ohne daß Vollständigkeit angestrebt wurde.

Die Wirkung der wechselnden Salz-Konzentration wird vor allem am Beispiel der marinen und Süßwasser-Mollusken gezeigt.

Klimatische Faktoren bedingen in erster Linie die Verbreitung und die Lebensweise der Landmollusken.

Das Phänomen der Trockenstarre wird in der Camargue zeitweise allein durch die Wirkung des Mistrals hervorgerufen.

Ein Prototyp der mediterranen thermo- und heliophilen Schnecken, *Leucochroa candidissima,* findet in der Camargue offensichtlich ein Optimum an Lebensbedingungen. Dies hat zur Ausbildung einer ökologischen Lokal-Rasse geführt, die von allen sonstigen Populationen in der Provence durch bedeutendere Maße unterschieden ist und in der Größe zwischen Populationen aus Palästina und Nordafrika steht.

Literatur-Verzeichnis.

Adriani: Recherches sur la synécologie de quelques associations halophiles méditerranéennes. Comm. Stat. Géobotan., Montpellier, 52, 1934.

Alt, E.: Klimakunde von Mittel- und Südeuropa, in: Köppen, W. & Geiger, R. Handbuch der Klimatologie, Bd. III, Teil: M., Berlin, 1932.

Barron: Le Rhône, Paris, 1891.

Bateson, W.: On some variations of Cardium edule apparently correlated to the life. Proc. R. Soc. London, 46, 1889.

Baulig, H.: La Crau et la glaciation Würmienne. Ann. Géogr., 1927.

Berg, H.: Einführung in die Bioklimatologie, Bonn, 1947.

Berner, L.: Guide malacologique des environs de Marseille — Mollusques terrestres et dulcicoles. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 1, H 4, 1941.
— Les Gastéropodes terrestres du bord de la mer à Marseille. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 1, H 2, 1941.

Bourdelle, E.: Le Parc National de Camargue. Un. Gén. Rhodan., V. Congrès du Rhône, Arles, 1931.

Bousquet, L.: Les genres de vie dans le Delta du Rhône. Bull. Soc. Languedoc. Géogr., 45, 1922; 46, 1923.

Braun-Blanquet, J.: Pflanzensoziologie. Wien, 1951.

Brunelli, G. & Appoloni: Sul alcune caratteristiche della associazioni lagunari mediterrannee. R. C. Acad. Lincei, ser. 6, 11, H. 6, 1930.

Brunelli, G.: Nuovi contributi alla biologia lagunare. R. C. Acad. Lincei ser. 6, 14, 1931.
— Richerche sugli stagni littoranei. R. C. Acad. Lincei, ser. 6, 17, H. 3, 1933.

Bulletin annuel de la Commission de Météorologie du Départment des Bouches-du-Rhône. Jahrgänge 1899—1902.

Caziot, M.: Catalogue des mollusques vivants des environs d'Avignon. Mém. Acad. Vaucluse (Avignon), 12, 1893; 13, 1894.

Cerighelli, R. & Gand, E.: Recherches sur l'analyse mécanique des sols d'alluvions de la Camargue. Ann. Fac. Sc. Marseille, 16, 1943.

Chevalier, A.: L'étang de Berre. Ann. Inst. Océanogr. Monaco, 7, 1916.

Compte-Rendu-Commission Meteorologique du Département de Vaucluse, Jahrgänge: 1895—1905.

Dahl, F.: Grundlagen einer ökologischen Tiergeographie. Jena, 1921, Bd. 1.

Deleurance, E.: Contributions à l'étude biologique de la Camargue — Observations entomologiques — A. Notes sur les conditions d'existence de quelques insectes en Camargue. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 1, H 4, 1941.
— Contributions à l'étude biologique de la Camargue — Notes biologiques — Ethologie II. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 4, H 1, 1944.

Ehrmann, P.: Mollusken. in: Brohmer u. and. „Tierwelt Mitteleuropas." Bd. II, 1, Leipzig 1933.

Engel, H.: Die Camargue als Lebensraum. Orion, 9, H. 21/22, 1954.

Farth: Movements in the delta of the Rhone. Nature, Apr. 1930.
— The age and the origin of the lower Rhone. Quart. Journ. Geol. Soc. London, 90, Sept. 1934.

Flahault, Ch. & Combres, P.: Sur la flore de la Camargue et des alluvions du Rhône. Bull. Soc. Bot. France, 41, 1894.

François, L.: Évolution actuelle des embouchures du Rhône et des côtes de la Camargue. Bull. Ass. Géogr. franç., 74, Dezemb. 1933.

Franz, H., Höfler, K. & Scherf, E.: Zur Biosoziologie des Salzlachengebietes am Ostufer des Neusiedlersees. Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, 86/87, 1936/37.

Gallet, E.: Die Flamingos der Camargue. Thun 1949.

Gastine, M.: Étude sur la composition des terres de la Camargue — La Composition des sables du cordon littoral Rhodanien — La nature du salant de la Camargue. Ann. Sc. Agronom. Franç. et Etrang. (Ministère d'Agricult.) 2e Sér., 4, 1898, Bd. I.
— Recherches sur la composition des terres de la Crau et des eaux et limons de la Durance. Ibid.

Gauthier-Descottes, G.: Essai historique et juridique sur le Vaccarès etc. Paris, 1910.

Geiger, R.: Das Klima der bodennahen Luftschicht. Braunschweig, 1942.

George, P.: Les paysages et l'évolution géographique de la Camargue. „Le Chêne", 16, 1930.

Germain, L.: Mollusques terrestres et fluviatiles. in: Faune de France. Bd. 21, 22; Paris 1930/31.
— La répartition des mollusques pulmonés terrestres de la faune française. Compt. rend. Soc. Biogéograph. Paris, 8, 65, 1931.

Gillet, S. & Achard, G.: Le problème de l'euryhalinité; étude sur la faune des limans. Rev. Sc. Paris, Nr. 3278, Aug. 1947.

Gourret, P.: Les étangs saumâtres au midi de la France et leurs pêcheries. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, 5, 1897.
— Topographie des étangs de Garonte, de Labillon, de Berre et de Bolmon. Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille, 11, 1907.

Haas F.: Landschnecken in Sommerstarre. Natur u. Museum, Senckenb. Ges., 59, 1929 u. 61, 1931.

Hagen, B.: Die bestimmenden Umweltsbedingungen für die Weichtierwelt eines süddeutschen Flußufer-Kiefernwaldes (Mollusca terrestria in Pineto-ericae). Veröff. Zool. Staatssammlg. München, 2, 1952.

Hann, J. Handbuch der Klimatologie — III. Bd., II. Teil: Klimatologie der gemäßigten Zonen und der Polarzonen. Stuttgart, 1911.

Hertzog, L.: Notes faunistiques de Camargue — II. Mollusques et Annelides. Bull. Soc. Zool. France, 1935, H. 3/4.

Hoffmann, L.: Die Camargue — ein europäischer Nationalpark. in: „Die Camargue". Sonderheft Schweizer. Monatsschrift „Du", Zürich, Sept. 1953.

Hofmann, E.: Die Fermente im Boden als Maßstab seiner biolog. Aktivität u. Fruchtbarkeit. Umschau Wiss. u. Techn. 53, 6, 1953.

Hugues, A.: Contribution à l'étude des oiseaux du Gard, de la Camargue et de la Lozère. Alauda 1937.

Jaeckel, S.: Die Molluskenfauna der Sperenberger Salzgewässer. Ztschr. Morph. Ökol. d. Tiere, 3, 1925.
— Die Muscheln und Schnecken der Deutschen Meeresküsten. Leipzig 1952.
— Praktikum der Weichtierkunde. Jena, 1953.

Jaus, J.: Faunistisch-ökologische Studien im Anningergebiet, mit besonderer Berücksichtigung der xerothermen Formen. Zoolog. Jahrbüch. Abt. System, Ökol. u. Geogr. d. Tiere, 66, 1934/35.

Kaltenbach, H.: Ergebnisse zoologisch-geologischer Sammelreisen in NO-Afrika — Die Salzseen (Sebecken) und ihre Mollusken-Faunen, unter besonderer Berücksichtigung der Cardien, Arch. Moll. Kunde, 78, 1949.
— Die Gattung Sphincterochila ANCEY. Arch. Moll. Kunde, 79, 1950.

Keilhack, K.: Lehrbuch d. Grundwasser- u. Quellenkunde. Berlin 1917.

Kühnelt, W.: Über Beziehungen zwischen Tier- und Pflanzengesellschaften. Biol. General., 17, H. 3/4, 1944.

Lagatu & Sicard: Contribution à l'étude des terres salées du littoral mediterranéen. Ann. Minist. Agricult., 40, 1911.

Lais, R.: Dr. Hans Kaufmanns hinterlassene Schneckensammlung. Ber. Naturf. Ges. Freiburg i. B., 25, 1925.

Lengerken, H. v.: Die Salzkäfer der Nord- u. Ostseeküste mit Berücksichtigung der angrenzenden Meere sowie des Mittelmeers, des Schwarzen und des Kaspischen Meeres — Eine ökologisch-biologisch-geographische Studie. Ztschr. Wiss. Zool., 135, 1929.

Lentheric: Le Rhône, histoire d'un fleuve. Paris, 1904.

Locard, A.: L'influence des milieux sur le dévelopement des mollusques. Lyon, 1892.

Loppens, K.: La variabilité du Cardium edule. Ann. Soc. Zool. Belg., 54, 1923.

Lucas, B.: Shells from the Rhone-Delta. Journ. Conchology, 15, 1913/15.

Machura, L.: Ökolog. Studien im Salzlakengebiet des Neusiedler Sees, mit besonderer Berücksichtigung der halophilen Koleopteren u. Rhynchotenarten. Ztschr. Wiss. Zool., 146, 1935.

Madon, P.: Contribution à l'étude du Flamant rose. Alauda, sér. II, 4, 1932.

Markgraf, F.: Pflanzengeographische Beobachtungen. in: „Reiseeindrücke aus Südfrankreich." München, 1951.

Mars, P.: Euryhalinité de quelques mollusques mediterranéens. „Vie et Milieu", Bull. Labor. Arago.
— & Paulus, M. Guide Malacologique des environs de Marseille — (Marine Mollusken!). Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 1, H. 1, 3, 1941; 2 H. 2, 1942.
— Contributions à l'étude biologique des étangs méditerranéens — Faune malacologique de l'étang de Berre. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 9 H. 2, 1949.
— Essai d'interpretation des formes généralement groupées sous le nom de Cardium edule Linné. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 11, 1951.

Mayaud, N.: L'avifauna de la Camargue et des grands étangs voisins de Berre et de Thau. Ois. et Rev. Franç. Ornith. 1938.

Mazek-Fialla, K.: Die Lebensweise xerophiler Schnecken Syriens, Griechenlands und der Türkei und die Beschaffenheit ihrer subepithelialen Drüsen. Ztschr. Morph. Ökol. d. Tiere 28, 1934.
— Die Körpertemperatur poikilothermer Tiere in Abhängigkeit vom Kleinklima. Ztschr. wiss. Zool., (A) 154, 1941.

Oldham, R.: Historic changes of level in the (Rhone) delta. Quart. Journ. Geol. Soc., 86, 1930.

Paulus, M.: Contribution à l'étude biologique de la Camargue — Étude sur la faunule malacologique de l'embouchure du Petit Rhône. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 2 H. 3, 1942.
— Malacologie marine et saumâtre de la Camargue — Anciens cordons littoraux, littoral, estuaires et étangs. Saintes, 1949.

Petit, G. & Schachter, D.: Assèchement des eaux temporaires et „faune de remplacement" en Camargue. C. R. Trav. Fac. Sc. Marseille, 1. 1941.
— Contributions à l'étude biologique de la Camargue — Le comportement de Carabides, d'Annelides et de Gastéropodes aquatiques des plages du Vaccarès. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 1, H. 3, 1941.
— & Soyer, B.: Notes sur la faune lapidicole des bords des étangs en Camargue. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 5, H. 1/2, 1945.
— Note sur le reflexe d'enfouissement chez Paludestrina acuta Drap. C. R. Soc. Biol., 140, 1945.

Picard, Th.: La Camargue — Étude stratigraphique de la région du Bas-Rhône. Nîmes, 1901.

Reboussin, C.: Localisation et associations ornithologiques sur le territoire de la Camargue/Ois. et Rev. Franç. Ornith., 1931.

Remane, A.: Die Brackwasserfauna. Zool. Anz., 7, suppl., Aug. 1934.

Rensch, B.: Über die Abhängigkeit der Größe, des relativen Gewichtes und der Oberflächenstruktur der Landschneckenschalen von den Umweltsfaktoren. Ztschr. Morph. Ökol. d. Tiere 25, 1932.

Rickli, M.: Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer. Bd. I, Bern 1943.

Roi, J.: Les espèces euro-asiatiques et les espèces boreoalpines dans la région méditerranéenne occidentale, Comm. Stat. Inst. Géobotan. Montpellier, 55, 1937.

Schachter, D.: Contribution à l'étude écologique de la Camargue — le milieu aquatique et sa faune. Ann. Inst. Océanogr. Monaco, 25, 1949/50.

— Contributions à l'étude des mollusques d'eau douce et saumâtre de la Camargue. Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille, 4, H. 3/4, 1944.

Schilder, F. & M.: Die Bänderschnecken — eine Studie zur Evolution der Tiere. Jena, 1953.

Schwarz, A.: Die Ausbreitungsmöglichkeiten der Hydrobien. Natur u. Museum, 59, 1929, p 50.

Scordia, G.: I limiti della eurialinita della Cardium edule L. Boll. Pesc. Idobiol., 2, H. 6, 1926.

Seegerer, A.: Der Saccharasegehalt des Bodens als Maßstab seiner biolog. Aktivität. Ztschr. Pflanzenernährg., Düngung, Bodenkunde 61 (106), 1953, H. 3.

Sudry, L.: L'étang de Thau; essai de monographie océanographique. Ann. Inst. Océanogr. Monaco, 1 H. 1, 1909.

Tallon, G.: La Réserve Zoologique et Botanique de Camargue. Paris, ohne Jahreszahl; nach 1935 erschienen.

Taylor, J. W.: A Monograph of the land- and fresh water-mollusca of the British Isles. Leeds 1894.

Tischler, W.: Grundzüge der terrestrischen Tierökologie. Braunschweig 1949.

Trouche, L.: Le Flamant Rose de Camargue — Erratique? Sédentaire? Nicheur?. Alauda, 10, 1938.

Trusheim, F.: Trockenrisse mit Hydrobien-Füllung im Schlickwatt. Natur u. Museum 59, 1929 p. 52.

Weber, E.: Grundrisse der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler und Mediziner. Jena, 1948.

Westernhagen, W. v.: Vögel und Landschaft in der Camargue. Orn. Mitt. 6, H. 4, 1954.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. Engel, München 38, Menzingerstr. 67, Zoologische Staatssammlung.